

Université de Montréal

Étude taphonomique des assemblages fauniques de la formation géologique Mursi et du  
membre A de la Formation Shungura, Éthiopie

Par Laurence Dumouchel

Département d'anthropologie  
Faculté des études supérieures

Mémoire présenté à la Faculté des Arts et Sciences  
en vue de l'obtention du grade de M.Sc. en Anthropologie

Juin 2013

© Laurence Dumouchel, 2013

Université de Montréal  
Faculté des Arts et Sciences

Ce mémoire intitulé: Étude taphonomique des assemblages fauniques de la formation géologique Mursi et du membre A de la Formation Shungura, Éthiopie

Présenté par: Laurence Dumouchel

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Ariane Burke, président-rapporteur

Michelle Drapeau, directrice de recherche

Marie-Anne Julien, membre du jury

## RÉSUMÉ

La formation géologique Mursi est datée à plus de 4 millions d'années, ce qui correspond à la période de l'émergence présumée des australopithèques, premiers hominines présentant une bipédie incontestable. La collection faunique Mursi (N=201) est comparée à celle du membre A de la Formation Shungura (N=300) sur une base taphonomique. La taphonomie est la science dédiée aux modes de formation des fossiles ainsi qu'aux traces laissées par ceux-ci. L'objectif principal de ce mémoire est de vérifier quelles sont les différences et ressemblances entre ces deux assemblages fossiles et d'en tirer des interprétations paléoenvironnementales. Pour chacun des agents taphonomiques (météorisation, piétinement, etc.), les fossiles sont gradés en fonction de stades prédéfinis tirés des écrits scientifiques. Finalement, malgré quelques différences (action des carnivores, intempérisation) on constate que les assemblages sont assez semblables et que, comme prédit par les reconstructions paléoenvironnementales préexistantes, leur lien à l'eau est assez bien démontré (groupes de Voorhies, abrasion).

**Mots-clés :** Taphonomie, Pliocène, Formation Shungura, Formation Mursi, Vallée de l'Omo, Paléoécologie

## ABSTRACT

The Mursi Formation has an age estimated at more than 4 million years, which corresponds to the emergence of the australopithecines, the first indisputably bipedal hominins. The Mursi faunal collection (N=201) is compared taphonomically to that of the Member A of the Shungura Formation (N=300). Taphonomy is the study of the processes that intervene between the death of an animal and its discovery as a fossil. This thesis aims to describe the main differences and similarities of these two collections and to make paleoenvironmental inferences. For each taphonomical agent (weathering, trampling, etc.), fossils are graded using stages established by other researchers. In spite of a few significant differences (carnivore action, weathering), it seems that the two collections are taphonomically similar and their link with water, as predicted by paleoenvironmental reconstructions, is supported (Voorhies groups, abrasion).

**Keywords :** Taphonomy, Pliocene, Shungura Formation, Mursi Formation, Omo valley, Palaeoecology



## Table des matières

<b>RÉSUMÉ</b>	iii
<b>ABSTRACT</b>	iv
Liste des tableaux	viii
Liste des figures	ix
<b>Remerciements</b>	xiii
Introduction	1
<b>CHAPITRE 1 : CADRE THEORIQUE</b>	<b>4</b>
<b>1.1 LA TAPHONOMIE</b>	<b>4</b>
1.1.1 BREF HISTORIQUE	4
1.1.2 TERMINOLOGIE	6
1.1.3 LA CONSERVATION DIFFERENTIELLE	7
1.1.4 DE LA NECROBIOSE A LA DIAGENESE	9
1.1.5 BUTS ET APPLICATIONS DE LA TAPHONOMIE	11
<b>1.2 LES AGENTS TAPHONOMIQUES</b>	<b>12</b>
1.2.1 AGENTS NATURELS (ALTERATIONS PHYSIQUES)	13
1.2.1.1 L'abrasion	13
1.2.1.2 Les animaux	14
1.2.1.2.1 Les carnassiers	15
1.2.1.2.2 Les herbivores	17
1.2.1.2.3 Les rongeurs	18
1.2.1.2.4 Les insectes	19
1.2.1.3 Les fractures	20
1.2.1.4 Le piétinement	21
1.2.2 AGENTS NATURELS (ALTERATIONS CHIMIQUES)	23
1.2.2.1 La combustion	23
1.2.2.2 La dissolution	24
1.2.2.3 La météorisation	25
1.2.3 AGENTS NATURELS (ALTERATIONS PHYSICO-CHIMIQUES)	26
1.2.3.1 La digestion	26
1.2.3.2 La vermiculation	28
1.2.4 AGENTS ANTHROPIQUES	29
<b>CHAPITRE 2 : CONTEXTE ET QUESTIONS DE RECHERCHE</b>	<b>32</b>
<b>2.1 GÉOGRAPHIE ET DATATION</b>	<b>32</b>
<b>2.2 HISTORIQUE DES RECHERCHES</b>	<b>36</b>
2.2.1 RECHERCHES PIONNIÈRES DANS LA VALLÉE DE L'OMO	36
2.2.2 RECHERCHES À LA FORMATION MURSI	37
2.2.3 RECHERCHES À LA FORMATION SHUNGURA	39
<b>2.3 PALÉOENVIRONNEMENT</b>	<b>40</b>
2.3.1 GÉOCHIMIE ISOTOPIQUE	40
2.3.2 PALYNOLOGIE	41
2.3.3 PALÉOSOLS	41
2.3.4 ANALOGIES AVEC DES TAXONS ACTUELS	41
2.3.4.1 Faune	42

▪ Poissons	45
▪ Crocodilidés	45
▪ Cercopithécidés	45
▪ Carnivores	46
▪ Proboscidiens	46
▪ Rhinocérotydés	47
▪ Équidés	47
▪ Bovidés	47
▪ Giraffidés	48
▪ Hippopotamidés	48
▪ Suidés	48
2.3.4.2 Paléobotanique	49
2.3.5 HOMININES	49
<b>2.4 CONCLUSION : PORTRAIT DU PALÉOENVIRONNEMENT</b>	<b>50</b>
<b>CHAPITRE 3 : MATERIEL &amp; METHODES</b>	<b>51</b>
<b>3.1 DESCRIPTION DU MATERIEL D'ETUDE</b>	<b>51</b>
<b>3.2 METHODE</b>	<b>52</b>
3.2.1 METHODES D'OBSERVATION	52
3.2.2 METHODE PRINCIPALE : EVALUATION DE LA TAPHONOMIE	54
3.2.2.1 Agents naturels d'origine physique	56
3.2.2.1.1 Abrasion	56
3.2.2.1.2 Animaux	57
3.2.2.1.3 Fracturation (morphologie du bris)	62
3.2.2.1.4 Piétinement	64
3.2.2.2 Agents naturels d'origine chimique	64
3.2.2.2.1 Combustion	64
3.2.2.2.2 Dissolution	65
3.2.2.2.3 Météorisation	65
3.2.2.3 Agents naturels d'origine mixte physique et chimique	66
3.2.2.3.1 Digestion	67
3.2.2.3.2 Vermiculation	67
3.2.2.4 Agents anthropiques	68
<b>3.3 TRAITEMENT DES DONNEES</b>	<b>68</b>
3.3.1 STATISTIQUES DESCRIPTIVES	68
3.3.2 STATISTIQUES INFERENTIELLES	69
<b>CHAPITRE 4 : RESULTATS</b>	<b>71</b>
<b>4.1 METHODE DE QUANTIFICATION FAUNIQUE ET SQUELETTIQUE</b>	<b>71</b>
4.1.1 LA REPRESENTATION FAUNIQUE	71
4.1.2 LA REPRESENTATION SQUELETTIQUE	78
3 (2,21)	84
<b>4.2 METHODE PRINCIPALE</b>	<b>84</b>
4.2.1 AGENTS NATURELS D'ORIGINE PHYSIQUE	87
4.2.1.1 Abrasion	87
4.2.1.2 Animaux – Carnassiers	90
4.2.1.3 Animaux – Herbivores	94
4.2.1.4 Animaux – Insectes	94

4.2.1.5	Animaux – Rongeurs	94
4.2.1.6	Fracture (morphologie du bris)	95
4.2.1.7	Piétinement	97
4.2.2	AGENTS NATURELS D'ORIGINE CHIMIQUE	101
4.2.2.1	Combustion	101
4.2.2.2	Dissolution	101
4.2.2.3	Météorisation	104
4.2.3	AGENTS NATURELS D'ORIGINE MIXTE PHYSIQUE ET CHIMIQUE	108
4.2.3.1	Digestion	108
4.2.3.2	Vermiculation	111
4.2.4	AGENTS ANTHROPIQUES	114
4.3	CORRELATION : INTRA-ASSEMBLAGE	114
4.4	RESUME ET INDICE TAPHONOMIQUE	115
<b>CHAPITRE 5 : DISCUSSION &amp; CONCLUSION</b>		<b>118</b>
5.1	INDICES QUE LES FORMATIONS SONT DIFFERENTES	119
5.2	INDICES QUE LES FORMATIONS SONT SEMBLABLES	121
5.3	AGENTS ABSENTS	122
5.4	RESUME	124
5.5	SCENARIOS POSSIBLES	124
5.6	PERSPECTIVES	127
5.7	CONCLUSION	130
<b>Références</b>		132
Annexe 1 : Définition des termes de la colonne Végétation du tableau 2.1 (Berthet, 2006; Bobe et Eck, 2001)		147
Annexe 2 : Explication de la fiche d'enregistrement		148
Annexe 3 : Données brutes, Formation Mursi (en ordre de no. de spécimen)		150
Annexe 4 : Données brutes, Membre A de la Formation Shungura (en ordre de no. de spécimen)		161
Annexe 5 : p-valeurs des corrélations de Kendall pour l'assemblage de la Formation Mursi		179
Annexe 6 : p-valeurs des corrélations de Kendall pour l'assemblage du membre A de la Formation Shungura		180

## Liste des tableaux

Tableau 2.I : Liste des taxons des assemblages fauniques des Fms Mursi et Shungura, membre A pour lesquels on peut faire des associations paléocologiques (Behrensmeyer, 1976; Kullmer et al., 2008).....	44
Tableau 3.I. Éléments squelettiques selon leur groupe de Voorhies et l'interprétation qui leur est associée (Behrensmeyer, 1975; Boaz et Behrensmeyer, 1976).....	53
Tableau 3.II. Résumé des stades de chacun des agents.....	55
Tableau 4.I : Liste des taxons déterminés dans les assemblages Mursi et Shungura, membre A.....	72
Tableau 4.II. Fréquences absolues et relatives des spécimens des Formation Mursi et Shungura, Membre A en fonction du nombre minimal d'individus (NMI) et du nombre de restes (NR).....	77
Tableau 4.III. Fréquences absolues et relatives des spécimens tous taxons confondus des Formation Mursi et membre A-Shungura en fonction de la représentation squelettique.....	79
Tableau 4.IV. Répartition des éléments squelettiques de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction du groupe de Voorhies auquel ils appartiennent.....	81
Tableau 4.V : Répartition des éléments squelettiques de la Fm Mursi en fonction du groupe de Voorhies auquel ils appartiennent pour les trois taxons dont le NR est le plus important.....	83
Tableau 4.VI : Répartition des éléments squelettiques du membre A de la Fm Shungura en fonction du groupe de Voorhies auquel ils appartiennent pour les trois taxons dont le NR est le plus important.....	84
Tableau 4.VII : Nombre d'éléments squelettiques ayant subi chacun des processus taphonomiques, présentés par taxon pour la Formation Mursi.....	85
Tableau 4.VIII : Nombre d'éléments squelettiques ayant subi chacun des processus taphonomiques, présentés par taxon pour le membre A de la Formation Shungura.....	86
Tableau 4.IX. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades d'abrasion.....	87
Tableau 4.X. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades d'action des carnassiers.....	91
Tableau 4.XI. Fréquences absolues et relatives des spécimens ayant subi l'action des carnivores, classés en fonction du type de trace.....	91
Tableau 4.XII. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de morphologie du bris.....	95
Tableau 4.XIII. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de piétinement.....	98
Tableau 4.XIV. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de dissolution.....	101
Tableau 4.XV. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de météorisation.....	105
Tableau 4.XVI. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de digestion.....	109
Tableau 4.XVII. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de vermiculation.....	111
Tableau 4.XIX. Éléments des calculs de l'indice taphonomique pour Mursi et Shungura, membre A.....	116



## Liste des figures

Figure 1.1. Exemples d'un fragment de bois de cervidé avec une morphologie en fourche (modifié de Cáceres et al., 2011, p. 2771) .....	18
Figure 1.2. Sillon arthritique sur la partie distale d'un humérus gauche d'un bovin ( <i>Bos taurus</i> ) (modifié de Bartosiewicz, 2008, p. 76) à gauche. Marque créée par un rongeur à droite ((Schietzelt, 2008)). .....	19
Figure 1.3. Trace en étoile typique de l'action des termites (Backwell et al., 2012, p. 75).....	20
Figure 1.4. Traces anarchiques (pointées par les flèches) causées par le piétinement (Domínguez-Rodrigo et al., 2009, p. 4626).....	22
Figure 1.5 Partie distale d'un os d'oiseau digéré par un chacal lors d'une étude actualiste (Kolska Horwitz, 1990) .....	26
Figure 1.6. Vermiculation sur un fragment de tibia de mammifère (Lyman, 1994b) .....	29
Figure 2.1. Carte de la basse vallée de l'Omo et du lac Turkana présentant les gisements étudiés (étoiles bleues) (Guillemot, 1997).....	34
Figure 2.2. Carte de la Formation Mursi illustrant les localités identifiées : Yellow Sands= YS. Cholo= CHO. (Drapeau et al., 2013).....	39
Figure 3.1. Stades d'abrasion sur des phalanges d' <i>Ursus spelaeus</i> (Fiorillo, 1988) .....	56
Figure 3.2. Perforations de carnassiers (Landt, 2007).....	58
Figure 3.3. Entailles et fosses sur un métapode de gazelle faites par un lion (Landt, 2007).....	59
Figure 3.4. Sillons sur la partie distale d'un fémur de zèbre, créés par un lion (Guérin et Faure, 2002, p. 879) .....	59
Figure 3.3.5. Stades d'action des herbivores sur des métapodes (Cáceres et al., 2011).....	61
Figure 3.3.6. Différentes morphologies de bris (Shipman, 1981) .....	63
Figure 3.3.7 : Certaines méthodes proposent une plus grande variété de nuances. Les stades de Brain (1981) sont pointés par les flèches (Brain, 1981) .....	65
Figure 3.3.8: Stades d'intempérisation (Hagemann, 2010) .....	66
Figure 4.1. Formation Mursi, répartition par famille (NR).....	73
Figure 4.2. Formation Mursi, répartition par famille (NMI) .....	74
Figure 4.3. Formation Shungura, membre A, répartition par famille (NR).....	75
Figure 4.4. Formation Shungura, membre A, répartition par famille (NMI) .....	76
Figure 4.5. Représentation des éléments squelettiques des assemblages Mursi et Shungura, membre A.....	80
Figure 4.6. Répartition des éléments squelettiques de l'assemblage de la Formation Mursi selon leur groupe de Voorhies. ....	81
Figure 4.7. Répartition des éléments squelettiques de l'assemblage du membre A de la Formation Shungura selon leur groupe de Voorhies. ....	82
Figure 4.8. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades d'abrasion (%).....	88
Figure 4.9. Formation Mursi, distribution des spécimens abrasés en fonction du taon (%) .....	88
Figure 4.4.10. Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades d'abrasion (%) .....	89
Figure 4.11 Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens abrasés en fonction du taon (%) .....	89
Figure 4.12. Abrasion stade 3, calcanéum gauche de bovidae (#y69-2263, coll. Mursi, photo. L. Dumouchel) .....	90
Figure 4.13. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades d'action des carnivores (%).....	92
Figure 4.14. Formation Mursi, distribution des spécimens affectés par les carnivores en fonction du taxon (%).....	92
Figure 4.15. Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades d'action des carnivores (%).....	93
Figure 4.16. Membre A de la Formation Shungura, distribution des spécimens affectés par les carnivores en fonction du taxon (%).....	93
Figure 4.17. Perforations et fosses (indiquées par les flèches), fémur gauche d' <i>H. protamphibius</i> (#y-3963, coll. Mursi, photo. L.D.).....	94
Figure 4.18. Bris en colonne, métacarpe III droit d'hipparion (#y68-3585, coll. Mursi, photo. L.D.).....	96

Figure 4.19. Bris irrégulier, phalange 1 d' <i>hippopotamus protamphibius</i> (#omo81-69-3787, coll. Shungura, photo. L.Dumouchel).....	96
Figure 4.20. Bris en dents de scie (os de droite), métatarse de bovidé, partie distale (#omo81-70-205, coll. Shungura, photo. L.D.).....	97
Figure 4.21. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades de piétinement (%).....	98
Figure 4.22. Formation Mursi, distribution des spécimens piétinés en fonction du taxon (%).....	99
Figure 4.23. Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades de piétinement (%).....	99
Figure 4.24 Membre A, Formation Shungura, distribution des spécimens piétinés en fonction du taxon (%).....	100
Figure 4.25. Présence de traces de piétinement (la flèche indique un exemple de strie), tibia proximal droit de suidae (#omo127-72-60, coll. Shungura, photo. L.D.).....	100
Figure 4.26. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades de dissolution (%).....	102
Figure 4.27 Formation Mursi, distribution des spécimens corrodés en fonction du taxon (%).....	102
Figure 4.28. Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades de dissolution (%).....	103
Figure 4.29. Membre A, Formation Shungura, distribution des spécimens corrodés en fonction du taxon (%).....	103
Figure 4.30. Présence de dissolution, cuboïde gauche d' <i>Hippopotamidae</i> (#omo128-72-14, coll. Shungura, photo. L.D.). On observe particulièrement bien ce phénomène à l'intérieur de la zone indiquée.....	104
Figure 4.31. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades de météorisation (%).....	105
Figure 4.32 Formation Mursi, distribution des spécimens météorisés en fonction du taxon (%).....	106
Figure 4.33. Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades de météorisation (%).....	106
Figure 4.34 Membre A, Formation Shungura, distribution des spécimens météorisés en fonction du taxon (%).....	107
Figure 4.35. Météorisation stade 1, maxillaire d' <i>E. brumpti</i> (y68-2075, coll. Mursi, photo. L.D.).....	107
Figure 4.36. Météorisation stade 2, tibia distal droit de bovidae (#omoA71-1618, coll. Shungura, photo. L.D.).....	108
Figure 4.37. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades de digestion (%).....	109
Figure 4.38. Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades de digestion (%).....	110
Figure 4.39. Digestion stade 1. Ce capitulum gauche d' <i>H. protamphibius</i> (#omo127-72-45, coll. Shungura, photo. L.D.) démontre une certaine pénétration de l'os cortical, créant un effet de porosité.....	110
Figure 4.40. Digestion stade 2. Ce calcanéum droit de bovidae (kib133-2, coll. Mursi, photo. L.D.) présente une pénétration de l'os cortical sous la forme de porosité (entourés) ainsi qu'un certain polissage. On remarque également des traces de vermiculations sur ce spécimen.....	111
Figure 4.41. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades de vermiculation (%).....	112
Figure 4.42 Formation Mursi, distribution des spécimens vermiculés en fonction du taxon (%).....	112
Figure 4.43. Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades de vermiculation (%).....	113
Figure 4.44. Membre A, Formation Shungura, distribution des spécimens vermiculés en fonction du taxon (%).....	113
Figure 4.45. Présence de vermiculation sur trois molaires de <i>N. pattersoni</i> (#Y4-20, Y9-3 & Y4-83, coll. Mursi, photo. L.D.).....	114
Figure 4.46. Résumé des pourcentages de présence (stade 1 ou plus) des agents taphonomiques dans les assemblages de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungu.....	117

## Remerciements

En premier lieu, je souhaite offrir mes remerciements à ma directrice Michelle Drapeau pour son soutien, ses conseils, et surtout pour m'avoir permis de l'accompagner en Éthiopie.

De même, merci au Prof Ariane Burke et au Dr Marie-Anne Julien, membres du jury, pour leurs commentaires sur mon mémoire.

Je souhaite également remercier Tomas Getachew, conservateur en paléontologie au musée National d'Addis-Abeba, de m'avoir ouvert la porte de la chambre aux trésors que constitue la réserve de fossiles éthiopiens. En outre, je remercie le Dr René Bobe d'avoir suggéré l'idée initiale de ce projet.

Aux enseignants qui m'ont poussée à me dépasser académiquement, ainsi qu'à ceux qui m'ont donné la chance de travailler comme assistante d'enseignement, je vous adresse de sincères remerciements. Je souhaite témoigner ma gratitude à Claire St-Germain pour ses commentaires judicieux sur ce mémoire.

Merci à mes compagnons universitaires invétérés : mon mari, mon chat et la blonde vénitienne. J'adresse un merci particulier au Dr Chacal pour son amitié, mais surtout pour toujours croire en moi. Je rends également hommage à tous les autres personnages qui ont croisé ma route académique: Ronanus, Remsrems, le nain jaune, Gaboubou, ainsi que tous ceux qui se font appeler par leur véritable nom. Vous êtes les meilleurs!

Ensuite, je remercie mes amies fidèles d'avoir suivi les progrès de ma maîtrise « sur les dinosaures ».

Enfin, merci à ma fratrie, ainsi qu'à mes parents, qui m'encouragent depuis toujours.

## **Introduction**

Les fossiles fauniques sont nombreux en Afrique, dépassant de loin ceux des hominines (Bobe, 2011). Les restes squelettiques d'animaux sont essentiels aux études préhistoriques, car ils sont le reflet des conditions environnementales dans lesquelles nos plus lointains ancêtres ont évolué. Ainsi, il n'est pas rare que les collections soient analysées en détail, faisant l'objet d'études taxonomiques, isotopiques et taphonomiques.

Ce travail de maîtrise consiste en l'étude taphonomique des fossiles d'animaux retrouvés lors des recherches paléontologiques entreprises à la formation géologique Mursi ainsi qu'une étude parallèle, menée à des fins de comparaison, de fossiles en provenance du membre A de la Formation Shungura. La Formation Mursi est datée de plus de 4 millions d'années et elle est située dans la basse vallée de l'Omo, dans le sud de l'Éthiopie (figure 2.1) (Bobe et Leakey, 2009). Le membre A de la Formation Shungura, un dépôt fossilifère un peu plus récent, date également du Pliocène. Il est aussi situé dans la basse vallée de l'Omo (figure 2.1).

L'objectif de ce mémoire est de comparer sur la base de la taphonomie l'assemblage fossile faunique de la Formation Mursi à celui du membre A de la Formation Shungura. Plusieurs aspects doivent d'abord être considérés.

En premier lieu, si la faune de la Formation Shungura a fait l'objet de nombreuses publications, ce n'est pas le cas pour Mursi. La faune de Shungura a été éminemment étudiée (Bobe et Eck, 2001; Cooke, 2007; Coppens, 1975). Pourtant, le membre A de la Formation Shungura n'est pas souvent pris en compte dans les études, probablement à cause de son contenu en fossiles négligeable comparativement aux autres membres de cette même formation (ex: Bobe et Eck, 2001). Certaines études impliquent à la fois des spécimens de Mursi et de Shungura (ex.: Beden, 1976). Toutefois, ces études sont plutôt orientées vers la taxonomie, et abordent notamment des problématiques relatives à l'histoire évolutive et à l'écomorphologie. Ensuite, une étude taphonomique comparative des membres de la Formation Shungura entre eux a été performée il y a une dizaine



d'années (Alemseged, 2003). Cependant, il ne s'agit pas d'une étude taphonomique telle qu'elle est définie dans ce mémoire, c'est-à-dire qu'elle n'évalue pas nécessairement l'effet des divers agents, elle correspond plutôt à une évaluation de la conservation différentielle par le biais de l'abondance relative des éléments (NME) et des taxons. Aucune étude taphonomique n'a été faite à ce jour sur la faune Mursi. Pourtant, l'étude de cette formation est cruciale, car son âge correspond à l'extinction d'*Ardipithecus* et à la période de l'émergence présumée du genre *Australopithecus*. Les australopithèques seraient les premiers hominines dont la bipédie est incontestée ainsi que les ancêtres directs de la lignée *Homo*.

L'objectif de ce mémoire est de vérifier si les assemblages de Mursi et du membre A de Shungura pourraient appartenir à une seule population, ou s'ils sont statistiquement différents, auquel cas leur histoire taphonomique serait différente. Cette étude pourrait permettre de mieux cerner les conditions environnementales favorisées par les hominines, considérant que des fossiles de la lignée humaine ont été retrouvés parmi les membres les plus anciens de la Formation Shungura. Si les contextes environnementaux de ces deux ensembles géologiques sont assez semblables, alors on peut supposer qu'il sera possible de retrouver des restes humains à Mursi également. Afin de mieux cerner le contexte environnemental, l'étude taphonomique sera combinée à une étude biogéographique, c'est-à-dire que les associations environnementales des taxons étudiés seront prises en compte.

Ainsi, la question suivante est posée :

**Dans quelle mesure les collections fauniques Mursi et du membre A de Shungura sont-elles distinctes l'une de l'autre sur le plan taphonomique?**

H0 : Les dépôts fossilifères de Mursi et du membre A de Shungura ne peuvent être distingués sur la base de la taphonomie.

H1 : Les dépôts fossilifères de Mursi et du membre A de Shungura ont des histoires taphonomiques distinctes.

Une deuxième question sera abordée :

**Les analyses taphonomiques de chacun des assemblages permettent-elles de corroborer les reconstitutions paléoenvironnementales établies pour ceux-ci par d'autres méthodes?**

Ce manuscrit est organisé en cinq chapitres. Le premier décrit les principes de bases de la taphonomie, avec un intérêt tout particulier pour les agents taphonomiques et leurs signatures. Est ensuite présentée une contextualisation des deux assemblages, incluant les reconstitutions paléoenvironnementales faites pour chacun, basée sur les publications existantes. Puis, le troisième chapitre décrit le matériel et les méthodes d'analyse utilisées pour cette étude. Le chapitre suivant présente les résultats. Enfin, ceux-ci sont discutés dans le dernier chapitre. Le mémoire se termine avec la présentation d'une conclusion et de perspectives

# Chapitre 1 : Cadre théorique

## 1.1 La taphonomie

La taphonomie, science multidisciplinaire, outil et méthode, est l'étude des processus agissant sur les restes organiques *postmortem*. De manière générale, un chercheur qui s'intéresse à la taphonomie peut l'utiliser pour reconstituer les causes de la mort d'un individu, comme lors de l'analyse de squelettes d'importance judiciaire (Bartosiewicz, 2008), ou encore en taxonomie et en phylogénie (Behrensmeyer et Kidwell, 1985).

### 1.1.1 Bref historique

Malgré le fait que la taphonomie n'ait acquis le statut de discipline que depuis relativement récemment, on opère des recherches de cette nature depuis au moins 500 ans, notamment celles de Leonard de Vinci sur les bivalves et celles du paléontologue et anatomiste Cuvier (cités dans (Martin, 1999)). Au XIXe siècle, certains chercheurs commencent à chercher à distinguer les traces anthropiques des traces naturelles ((Martin, 1907; Morlot, 1861) et références citées dans (Thiébaud et al., 2010)).

En 1927, le géologue et paléontologue allemand Johannes Weigelt publie la première monographie sur la taphonomie des vertébrés (Weigelt, 1989). Il y décrit entre autres le décès, l'enfouissement, le rôle du transport des ossements, etc. Il lie ses observations faites sur des carcasses actuelles avec le registre fossile. Weigelt et deux autres chercheurs allemands, Abel et Richter, étudient des assemblages fossiles, en considérant que si certains phénomènes affectent la préservation dans les environnements modernes, ces mêmes facteurs peuvent aussi influencer la préservation dans les environnements passés (Weigelt, 1989). Ce raisonnement, inspiré des études en géologie, est toujours

employé dans certaines études taphonomiques actuelles, soit les études *actualistes* (Behrensmeyer et Kidwell, 1985).

Cependant, le terme *taphonomie*, formé de la fusion des mots grecs *taphos* (enfouissement) et *nomos* (loi), n'est employé pour la première fois par le paléontologue russe I.A. Efremov que plus d'une décennie après ces études pionnières. Il définit le terme comme « the study of the transition of organic remains from the biosphere into the lithosphere » (Efremov, 1940, p. 85). Ainsi, selon cette définition, la taphonomie décrit exclusivement les modes de formation des fossiles ainsi que les traces laissées par ceux-ci. Elle est alors considérée comme une sous-discipline de la paléontologie. Si seuls les restes fauniques constituent alors l'objet d'étude, Efremov inclut déjà toutefois à la fois les traces naturelles et anthropiques (Lyman, 2010).

Les premières études américaines sont faites dans les années 50 et 60 (ex.: Johnson, 1957; Olson, 1952; Olson, 1958; Toots, 1965). Lawrence (1968, 1979), spécialiste des fossiles marins, mentionne que l'utilité primaire de la taphonomie est de constater dans quelle mesure les fossiles sont représentatifs de la vie à une époque donnée. Durant les années 70, la taphonomie commence à être utilisée en paléoanthropologie, mais les publications soulignent alors principalement les différences entre les traces faites par l'homme et celles faites par d'autres agents (Lyman, 2010).

Le terme *taphonomie* ne devient couramment utilisé qu'au milieu des années 80 (Lyman, 2010). Il prend alors une définition un peu différente soit, « the study of processes of preservation and how they affect information in the fossil record » (Behrensmeyer et Kidwell, 1985, p. 105). Ce faisant, les chercheurs changent leur perception de la taphonomie, naguère perçue comme un problème à contourner. En effet, on cherchait auparavant plutôt à repérer la manière dont les agents taphonomiques causent une perte d'information. Avec la nouvelle définition, les agents sont plutôt perçus comme étant actifs dans la création de l'assemblage fossile et peuvent, en eux-mêmes, apporter une information sur l'environnement, le climat, etc. (Lyman, 2010).

### 1.1.2 Terminologie

Aujourd'hui, on considère que les objets d'études de la taphonomie sont les « (...) restes ou signaux taxonomiquement significatifs produits par des entités biologiques du passé » (Fernandez-Lopez, 1995, p. 3). Ainsi, il peut s'agir d'ossements et de dents (fossilisés ou non), mais aussi de restes végétaux (plantes, bois, de charbon de bois), de carapaces, de coprolithes, de pelotes de régurgitation, ou d'empreintes (Cáceres et al., 2012; Fernandez-Lopez, 1995). Il est important de préciser que l'objet d'étude doit être organique et non, par exemple, du lithique, ou de la céramique, selon la définition utilisée pour cette étude (Lyman, 2010).

Ce mémoire constitue une étude taphonomique, mais aussi paléoécologique. La paléoécologie est une science combinant la paléontologie et l'écologie. Ainsi, il s'agit de l'étude des interactions entre les animaux, les plantes et l'environnement pour des périodes anciennes (Hagemann, 2010). Les études paléoécologiques sont importantes, car l'environnement est intimement lié aux événements de nature évolutive tels la spéciation, l'extinction et les changements adaptatifs (Su, 2005). Les objets d'étude de cette science sont les sédiments anciens ainsi que les fossiles qui s'y trouvent (Andrews, 1995). Un fossile est simplement défini comme ce que l'on retrouve d'un être vivant qui meurt et dont la matière organique est minéralisée (Finks, 1979). Il s'agit principalement, mais pas exclusivement, des individus décédés de causes permettant un enfouissement particulièrement rapide ou une conservation extraordinaire de la carcasse: par la noyade, le feu, l'engloutissement par la boue, près d'un volcan, la sécheresse ou la chasse (Lyman, 1994b). Ce mémoire étant une étude taphonomique et paléoécologique, les fossiles en constitueront donc l'objet d'étude. Les informations que peuvent apporter ce type d'étude sont cruciales à la paléoanthropologie, car elles permettent d'analyser en profondeur les fossiles d'hominidés. Il importe de tirer le maximum d'informations de ceux-ci, car ils demeurent relativement peu nombreux, comparativement aux fossiles des autres taxons. Ainsi, le chercheur pourra déduire l'histoire du fossile, constater quels événements sont intervenus durant sa formation et ce, de manière très localisée. Cela

permettra d'obtenir ainsi indirectement un portrait de l'environnement dans lequel l'hominidé a évolué.

On appelle *acteur* ou *agent* le phénomène qui affecte directement les ossements, qu'il soit ou non biologique. La *trace*, aussi appelée *marque* ou *stigmat* est la manifestation physique et/ou chimique qui en résulte (Gifford-Gonzalez, 1991). Elle peut être tant macroscopique que microscopique et d'origine tant naturelle qu'anthropique (Lyman, 2010). Une marque ou trace taphonomique est strictement d'origine *périmortem* (au moment de la mort de l'individu) ou *postmortem* (après sa mort) (Lyman, 2008). Les agents taphonomiques peuvent constituer eux-mêmes la cause de la mort, l'exemple le plus clair étant celui de la prédation (Andrews, 1995). Les possibilités de confusion avec la paléopathologie surviennent surtout dans le cas de lésion *périmortem*, car il n'y a pas de signe de remodelage (Bartosiewicz, 2008). Par exemple, une fracture peut être la cause de la mort d'un individu (ex. : chute), mais peut aussi résulter d'une activité de boucherie. De même, on appelle *pseudopathologie* certains effets créés par des agents taphonomiques, mais dont l'apparence imite une lésion pathologique (Bartosiewicz, 2008). En d'autres termes, une manifestation due à une blessure de l'animal de son vivant n'est pas considérée ici.

### **1.1.3 La conservation différentielle**

Un thème central aux études taphonomiques est celui de la conservation différentielle. Marean traite de *conservation différentielle* lorsqu'il mentionne que: « a bone's resistance to postdepositional destruction is determined by its density, size and shape mediated by the postdepositional process involved (chemical or mechanical) » (Marean, 1991, p. 692). Il en ressort que les trois facteurs osseux affectant le plus la conservation différentielle sont la taille, la forme et la densité de l'élément squelettique.

De manière générale, la conservation différentielle tend à favoriser les os de petite dimension (ex. : l'astragale), (Guérin et Faure, 2002) ainsi que les dents (Behrensmeyer et al., 1979). Toutefois, les plus petits os ont tendance à être complètement détruits (Behrensmeyer et al., 1979), ou encore avalés et digérés par les carnivores (Marean, 1991). Aussi, les animaux de petite taille (moins de 15 kg) sont peu nombreux et les microvertébrés (moins de 1 kg) sont souvent absents des assemblages paléontologiques principalement constitués de grands animaux à moins d'employer des techniques de fouilles spécialisées (Behrensmeyer et al., 1979).

La forme de l'os a également une influence sur la préservation. Par exemple, les éléments de forme tubulaire comme les os longs ainsi que les os plats comme les scapulas sont généralement plus vulnérables à la fracturation que ceux qui sont plus compacts, comme les carpes et les tarses, qui bénéficient donc d'une meilleure conservation (Behrensmeyer, 1978; Potts, 1986). La forme de l'os peut également influencer la conservation différentielle, car les diaphyses, malgré le fait qu'il s'agisse d'os dense, sont vulnérables à la destruction par impact direct (Karr et Outram, 2012).

Ensuite, la conservation différentielle favorise généralement, mais pas systématiquement les os de plus grande densité. Ce facteur est lié au type d'os, mais également à l'âge de l'animal et son état sanitaire; de manière générale, le contenu minéral d'un os augmente avec le temps (Andrews, 1995; Bartosiewicz, 2008). Par conséquent, les os comme le métapode proximal qui fusionnent tôt dans le développement du squelette seraient trouvés plus fréquemment en contexte archéologique, car ils ont une relativement grande densité (Bartosiewicz, 2008). D'autres facteurs influençant la densité sont le taxon, le sexe, la lactation, la diète et les pathologies (Madgwick et Mulville, 2011). Les os les plus minéralisés sont plus vulnérables aux attaques acides (Andrews, 1995), tandis que les os moins denses sont les plus aptes à résister à des variations de température importantes et successives (Conard et al., 2008). Idéalement, la densité des fossiles étudiés pour ce mémoire serait évaluée. Cependant, la méthode actuellement considérée la plus efficace pour évaluer la densité est la photodensitométrie, qui implique de faire la radiographie des éléments (Lam et al., 1998). Les méthodes nécessitant moins

d'équipement impliquent de détruire l'os en le sectionnant, ou encore de le plonger dans l'eau pour évaluer l'absorption (Lyman, 1984). Alternativement, des valeurs comparatives standardisées existent pour plusieurs taxons actuels (Symmons, 2004), mais il est risqué de les appliquer aux fossiles. Bref, pour des causes logistiques, la densité n'a pas été évaluée pour les collections étudiées dans ce mémoire. Le fait que ce facteur n'est pas connu pour les os et dents étudiés peut donc biaiser les résultats.

En conclusion, la conservation différentielle est régie par des processus divers aux interactions complexes. Les applications de la conservation différentielle ne sont donc pas systématiques et varient énormément (Martin, 1999). Il faut aussi prendre en compte les facteurs externes tels la cause et le lieu du décès, le climat, l'érosion, les facteurs édaphiques, etc. (Nicholson, 2001; Yravedra, 2009).

#### **1.1.4 De la nécrobiose à la diagenèse**

Le terme *nécrobiose* est employé pour décrire le processus du décès, lequel varie en fonction de plusieurs facteurs tels la taille de l'individu ou la cause de la mort (Weigelt, 1989). La décomposition qui s'ensuit est causée par deux facteurs : l'un est relatif à l'aérobie, l'autre à l'anaérobie. La décomposition en aérobie provient des bactéries extérieures. Sont parfois aussi impliqués les asticots et les moisissures. La décomposition en anaérobie est la principale responsable de la désintégration de la carcasse. Les bactéries impliquées proviennent de l'intestin de l'animal décédé et pénètrent dans sa chair. Dans des conditions optimales, il ne reste rapidement que le squelette et l'adipocire, une substance brunâtre et grasse semblable à de l'humus (Weigelt, 1989).

Lyman (1994a) définit l'*enfouissement* comme le procédé par lequel les restes fauniques sont recouverts. Le sédiment qui recouvre le reste peut être de nature minérale (incluant le sol) ou biologique. Un enfouissement survient normalement en plus ou moins trois ans, mais il n'est pas rare que le processus prenne une quinzaine d'années (Andrews, 1995; Weigelt, 1989) et dans certains cas plusieurs dizaines d'années (Denys, 2002). Tout



dépend de la mobilité de l'os : une fois l'os fixé (soit par la végétation, soit par le sol lui-même), l'enfouissement survient très rapidement. Ainsi, un os qui demeure constamment mobile pourrait ne jamais être enfoui (Andrews, 1995). Logiquement, plus le processus d'enfouissement est rapide, moins les processus taphonomiques ont le temps d'agir. En outre, plus les processus taphonomiques agissent, moins l'os a de chances d'être conservé (Nicholson, 2001). Ce sont donc les ossements qui ont résisté à la destruction qui sont trouvés lors des fouilles archéologiques. Madgwick et Mulville (2011) ont nommé ce phénomène *paradoxe taphonomique*. Les ossements qui résistent font partir de la taphocenose.

La taphonomie est un processus qui peut être subdivisé en deux phases: la biostratinomie et la diagenèse. La première concerne les agents agissant sur l'os entre la mort de l'animal et l'enfouissement et la seconde, depuis l'enfouissement jusqu'à son analyse en laboratoire (Lyman, 2010). En effet, le terme de *laboratory taphonomy* décrit le processus qui minimise la perte d'information lors de l'analyse des taphocénoses (Bartram, 1993; Costamagno, 2002).

Comme la biostratinomie et la diagenèse ne surviennent pas en même temps, elles sont souvent analysées séparément (Marean et al., 2000). De même, la biostratinomie fait généralement référence à des changements macroscopiques, tandis que la diagenèse fait référence à des changements principalement microscopiques, mais aussi macroscopiques altérant chimiquement l'os (Millard, 2001). Des exemples d'agents diagénétiques sont l'eau, les radicelles, le pH, le poids des sédiments, les animaux fouisseurs, les champignons et les bactéries (Lyman, 1994a). Généralement, des changements significatifs dans la composition de l'os peuvent être détectés histologiquement trois mois environ après l'enfouissement (Millard, 2001). Ces procédés relèvent plutôt du domaine de la chimie et de la paléontologie : échange d'ions, destruction et lessivage du collagène, attaque microbiologique, altération de la matrice minérale, infiltration de dépôts minéraux, etc. (Darwent et Lyman, 2002; Hedges, 2002). Les changements biostratinomiques sont principalement analysés par les archéologues, les paléanthropologues et les paléontologues. Les textes scientifiques y réfèrent

communément comme *bone modifications* (ex.: Eberth et al., 2007). Dans ce mémoire, il sera presque exclusivement question de biostratinomie. Ainsi, il convient de préciser que ce terme y est employé indifféremment du terme *taphonomie*.

Certains chercheurs incluent même au domaine taphonomique un troisième volet, soit les biais liés à la technique de collecte, la préparation des écofacts, etc. (Behrensmeyer et Kidwell, 1985).

### **1.1.5 Buts et applications de la taphonomie**

L'utilité primaire de la taphonomie pour le paléoanthropologue est de comprendre la formation d'un assemblage: qu'est-ce qui a affecté les restes et comment cela nous renseigne-t-il sur le paléoenvironnement? (Behrensmeyer et Kidwell, 1985; Fisher, 1995). Plusieurs thèmes de recherche s'articulent autour de cette idée de base. Ces derniers peuvent être classés en deux catégories: les thèmes qui concernent la reconstitution des modes de subsistance des hominines - chasse ou charognage, les ressources prélevées sur une carcasse, etc. - et ceux qui mènent à la reconstitution des conditions du milieu, par exemple lorsque l'on cherche à comprendre l'histoire de la formation d'un site. C'est ce dernier objectif qui est retenu dans le cadre de ce mémoire. Même s'il semble de prime abord plus étranger aux considérations anthropologiques, ce thème de recherche demeure essentiel à la compréhension de l'évolution de la lignée humaine. Plus concrètement, la taphonomie permet par exemple de décrypter l'abondance relative des taxons de la biocénose d'un site, ou encore de déduire le couvert végétal en fonction des traces sur les os. Aussi, les taphonomistes peuvent chercher à identifier quels sont les agents d'accumulation et de dispersion responsables de la formation de la taphocénose. En premier lieu, on cherche à identifier les agents à l'origine de la constitution de l'assemblage, appelés agents d'accumulation. Ainsi, on détermine si les restes sont autochtones (l'animal est décédé sur place) ou allochtones (les restes ont été déplacés sur les lieux *post mortem*) (Bunn, 1991; Nicholson, 2001). Puis, il convient de repérer les agents de dispersion, car ceux-ci modifient la position des

ossements par rapport à l'assemblage original, ce qui peut fausser l'interprétation paléoenvironnementale (Andrews, 1990). Un exemple de recherche de cette nature est celle de Voorhies (1969), qui étudie le transport fluvial.

Bref, les buts et les applications des recherches en taphonomie sont multiples et variés. Dans ce mémoire, l'approche est plus holistique : il s'agira d'évaluer conjointement les effets de plusieurs agents taphonomiques sur deux taphocénoses distincts.

## 1.2 Les agents taphonomiques

Les effets des agents taphonomiques et leurs interactions potentielles sont complexes et ne sont encore que partiellement compris par la communauté scientifique (Denys, 2002). Certains (Gilbert, 1980; Hagemann, 2010) classent les agents en utilisant les catégories *géologique* (abrasion), *biologique* (animaux, insectes, racines) et *culturel*. Une autre façon de classer les agents est en fonction de ce que ceux-ci retirent de leur action sur l'os : *nutritionnel* (ex : actions anthropiques, carnivores) et *non-nutritionnel* (ex : météorisation, piétinement) (Marean et al., 2000). Enfin, certains utilisent les termes *organique* (piétinement de surface, facteurs culturels), *chimique* (météorisation) et *édaphique* (piétinement en profondeur, changements sédimentaire) (Auguste, 1994; Patou-Mathis, 1994). L'avantage de cette dernière classification est que les catégories peuvent être ordonnées plus ou moins temporellement (Winder, 2012).

Pour ce mémoire, la façon de classer la plus communément établie est utilisée : agents *naturels* ou *anthropiques*. Les processus (ou agents) naturels sont ensuite catégorisés comme ayant une action *physique*, *chimique*, ou *mixte*. Une action chimique changera la nature de l'os, tandis que l'action physique ne fera que l'altérer mécaniquement. Une action mixte implique des changements physiques et chimiques.

À l'intérieur de chacune des catégories, les agents sont présentés en ordre alphabétique.

## 1.2.1 Agents naturels (altérations physiques)

### 1.2.1.1 L'abrasion

L'abrasion réfère à l'usure et l'arrondissement d'un élément, qu'il s'agisse d'un os, d'une dent, d'un coquillage et même de sable ou de cailloux (Hagemann, 2010). Ce processus a pour effet de lisser l'élément, lui donnant une apparence plus ou moins polie et parfois brillante. L'abrasion est principalement causée par le flux de particules, qu'elles soient dans l'air ou dans l'eau (Gilbert, 1980; Lyman, 1994b; Voorhies, 1969). Un des articles pionniers pour ce qui est de l'étude de l'abrasion sur des os de grands vertébrés est celui de C.K. Brain (1969).

L'abrasion peut avoir pour effet d'effacer les stigmates laissés par d'autres agents (Shipman, 1981). En outre, il y a un risque de confondre un os poli naturellement et un outil en os dont le polissage résulte de la fabrication ou de l'utilisation. Notamment, les outils associés à la capture des termites produits par les *Homo sapiens* du site de Swartkrans (1.8-1.0 millions d'années (Ma)) n'étaient que légèrement modifiés et avaient une extrémité polie (d'Errico et al., 2001). Une étude actualiste simulant mécaniquement l'abrasion a démontré que les os les plus intempérisés étaient polis plus facilement, mais que les os frais étaient beaucoup plus prompts à être polis que les os fossilisés. En d'autres termes, il y a très peu de chances que l'os subisse de nouveau les effets de l'abrasion après que le processus de fossilisation ait eu lieu (Andrews, 1995). Selon une étude actualiste de Thompson et ses collaborateurs (2011), l'abrasion des os fossilisés n'est pas impossible, mais se manifeste différemment de l'abrasion sur les os frais.

L'intensité d'abrasion est liée à l'intensité du flux de particules (ex: transport fluvial). En effet, un os fortement poli aura été transporté plus longtemps, ou sur une plus grande distance (Behrensmeier, 1982). Cela permettrait donc de déduire si les os trouvés sur un site donné sont d'origine autochtone (locaux) ou allochtone (importés) (Coombs et Coombs, 1997). L'abrasion résulte également du piétinement, de la solifluxion, du flux

de particules dans l'air, d'un frottement os contre os, la langue des carnivores, ou encore comme découlant de l'utilisation d'un outil, par exemple lors du raclage du périoste (Coombs et Coombs, 1997; Fisher, 1995; Haynes et Stanford, 1984; Hunt Jr, 1990).

#### **1.2.1.2 Les animaux**

Les ossements sont une source de nutriments et de minéraux pour les animaux ; ils les rongent pour en extraire le calcium et le phosphore, ou cherchent à retirer la moelle ou la chair. Pour les rongeurs, l'utilité est également mécanique : ils doivent user leurs incisives pour les maintenir à une taille adéquate. (Reitz et Wing, 1999). Des vertébrés de toutes les classes « rongent » les os (Andrews, 1990; Pobiner, 2008; Reitz et Wing, 1999). Évidemment, les marques laissées par les animaux diffèrent selon les taxons. Les taphonomistes tendent à classer les taxons en fonction de leur dentition et de leur régime alimentaire. En tenant compte du contexte de l'étude, quatre groupes principaux sont retenus : les animaux carnivores, les rongeurs, les herbivores et les insectes (principalement les termites).

La présence de certains animaux connus pour être des accumulateurs d'os peut indiquer que l'assemblage ait été accumulé par ceux-ci. Cela suppose que les animaux ont été acteurs dans la création de l'assemblage: les os ont pu être transportés en dehors de cette localité ou apportés dans celle-ci. L'étude taphonomique permettra idéalement d'établir ces relations. Des ossements portant des traces laissées par des animaux n'ont généralement pas été enfouis immédiatement après la mort. Haynes (1980) souligne cependant qu'un animal qui ronge un os n'y laisse pas systématiquement de marque.

##### **1.2.1.2.1 Les carnassiers**

Plusieurs animaux carnivores peuvent agir sur la conservation des os, mais seuls certains taxons, notamment les hyénidés et les crocodiliens, sont aptes à ingérer les os, qui deviennent alors source de moelle, de graisse et de gras. L'identification des traces faites par les carnivores est un phénomène très étudié en taphonomie, car les carnivores ont

tendance à transporter et accumuler les os (Cáceres et al., 2011; Marean et Spencer, 1991; Montalvo et al., 2007), qui peuvent alors être mépris pour des assemblages zooarchéologiques (fosse). Les carnivores sont aussi souvent commensaux et peuvent modifier la représentation des éléments squelettiques d'un assemblage zooarchéologique (Sutcliffe, 1970). L'action des animaux carnivores a maintes fois été étudiée par le biais d'études actualistes. Par exemple Sutcliffe (1970) a réalisé une étude actualiste sur des hyènes (*Crocuta crocuta*) et Brain (1970) sur des guépards (*Acinonyx jubatus*).

Les études taphonomiques sur les crocodiles et autres reptiles restent pour l'instant assez peu nombreuses. Ceux-ci ont plutôt tendance à manger des parties d'animal entières plutôt que les décortiquer (Njau et Blumenschine, 2006). De même, certaines études sont effectuées sur les oiseaux de proie, comme les gypaètes, lesquels laisseraient des stries beaucoup moins perceptibles que les mammifères carnassiers. Ils sont cependant aptes à fracturer les ossements (Robert et Vigne, 2002). Comme les mammifères, ils déplacent les ossements, ce qui altère le contexte de déposition (Dabbs et Martin, 2013; Reeves, 2009).

Les extrémités proximales et distales des os longs seraient plus propices à être détruites par les animaux carnivores que la diaphyse, car l'os, appelé os cancellaire, y est moins dense, mais aussi riche en graisse (Reitz et Wing, 1999). Les dents des carnassiers causent plusieurs types de dommage. Les principaux sont les fosses, les perforations, les fractures irrégulières et les traces linéaires (entailles et sillons). Elles seront décrites en détail dans la section suivante. Notons que la digestion est considérée ici comme un agent à part entière. De plus, selon Bonnicksen (1979), des stries sont formées sur les ossements lorsque le carnivore tente d'atteindre la moelle qui se trouve à l'intérieur de la diaphyse. On distingue également des fractures irrégulières, qui sont des fractures informes associées à l'extraction du tissu spongieux des ossements (Marshall, 1989). Kitching (1963) a donné le nom de *scoring* aux traces formées par les carnivores lorsque ceux-ci appliquent une pression perpendiculaire à la diaphyse d'un os dont l'épiphyse est absente, en maintenant entre leurs dents la surface endostéale (interne) et la surface extérieure de l'os. Les marques ainsi créées se manifestent sous la forme de stries et

d'esquillements. Les animaux carnivores peuvent fracturer les os pour atteindre la moelle, ce qui entraîne l'enlèvement d'os par éclats (Gilbert, 1980).

Les carnivores de grande dimension peuvent produire à la fois des traces larges et des petites. Cependant, les petits animaux sont limités à produire de petites traces (Andrés et al., 2012; Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). Pour cette raison, il est ardu d'identifier avec précision l'identité taxonomique du prédateur avec une seule trace.

On observe toutefois certaines différences entre les taxons. Il est donc nécessaire d'avoir une standardisation dans la collecte et la quantification des traces taphonomiques de dent. Par exemple, certains utilisent des fréquences et d'autres le nombre absolu associé à la localisation et à des classes de taille. Pobiner (2008) propose de noter séparément les différents types de trace, ce qui permettrait de faire des analyses plus précises et aiderait à mieux cerner les traces spécifiques à un prédateur, qu'on appelle *signature*. Si l'identification au genre ou à l'espèce demeure un défi de taille, en procédant ainsi, il serait possible de faire la distinction entre les carnivores qui ne mangent que la chair (*meat-slicing specialists*, ex : *Megantereon cultridens*) et ceux qui brisent les os (*bone crunchers*, ex : *Pachycrocuta sp.*) (Haynes, 1983; Pobiner, 2008; Potts, 2003). Ainsi, leurs signatures taphonomiques pourront être distinguées (Fourvel, 2012). Ces distinctions sont nombreuses et complexes. Par exemple, pour fracturer les os, les félidés et les hyénidés utilisent leurs prémolaires, tandis que les canidés tendront plutôt à utiliser leurs molaires (Pobiner, 2008). Les hyénidés sont donc aptes à produire une variété de traces, tandis que les félidés auraient plus tendance à produire des perforations (Fourvel, 2012). Outre cela, plusieurs facteurs propres aux prédateurs compliquent l'identification des prédateurs à l'intérieur et entre les catégories : leur âge, leur sexe, leur appétit (affamé ou repu). La distinction entre les prédateurs est importante, car il est fréquent que plusieurs types de carnivores cohabitent dans un même environnement. Connaître l'identité du ou des acteur(s) permettrait, entre autres, de préciser les reconstructions environnementales (Werdelin et Lewis, 2005). Mais, lors de l'analyse des traces laissées par les carnivores, il est important de considérer que l'agent responsable des traces n'est

pas nécessairement le prédateur. De même, plusieurs animaux carnassiers peuvent agir sur un même os (Williams, 2003).

Les marques de percussions anthropiques peuvent ressembler à un type de trace fait par les carnivores, soit les perforations, mais en fait les marques anthropiques sont à la fois plus larges et plus superficielles que les perforations des carnivores (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012).

#### 1.2.1.2.2 Les herbivores

Plusieurs taxons d'herbivores actuels sont ostéophages (Berryman, 2002; Domínguez - Solera et Domínguez - Rodrigo, 2009; Sutcliff, 1973).

Les artiodactyles et périssodactyles rongent des ossements ou des bois pour compenser un manque en phosphate, en calcium, en aluminium ou en fer. Pour ce faire, ils utilisent leurs dents jugales, car leurs incisives supérieures sont absentes ou réduites (Gilbert, 1980). L'animal utilise à la fois ses dents supérieures et inférieures, entre lesquelles l'os fait un mouvement de va-et-vient. Il en résulte donc dans les cas extrêmes une forme typique en double fourche (Gordon, 1976; Kierdorf, 1994; Sutcliff, 1973) (Figure 1.1). Aussi, des rainures à l'aspect rugueux et souvent multiples sont disposées en zigzag. À cause de contraintes morphologiques, l'animal est restreint à mâcher des ossements qui se tiennent facilement en bouche, c'est-à-dire ceux qui ont une section transversale rectangulaire tels les métapodes, les tibias et les radius (Cáceres et al., 2011).





**Figure 1.1. Exemples d'un fragment de bois de cervidé avec une morphologie en fourche (modifié de Cáceres et al., 2011, p. 2771)**

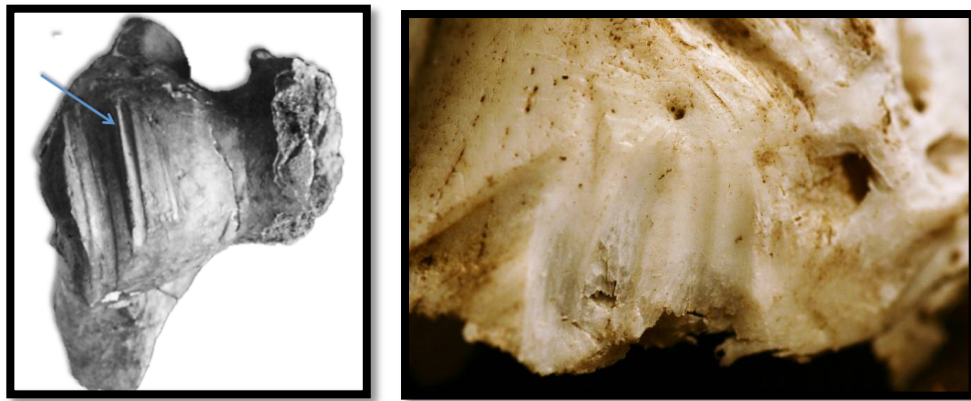
Comme les carnivores, les herbivores peuvent polir les ossements et causer des rainures (Cáceres et al., 2011). Cependant, une différence majeure entre les deux groupes est que les herbivores mâchent des os secs, tandis que les carnivores sélectionnent plutôt les os frais, car ils cherchent à y puiser des ressources nutritives comme la graisse et la moelle (Cáceres et al., 2011). De même, contrairement aux traces des carnivores qui sont en « U » en coupe transversale, celles laissées par les herbivores sont beaucoup plus larges et plates (Berryman, 2002). L'action des herbivores peut parfois créer des pseudo-outils (Gordon, 1976). Les marques des herbivores cela sous-tend une carence nutritionnelle chez ces animaux. Elles peuvent être interprétées comme un signe d'un milieu écologique appauvri (Cáceres et al., 2011), mais pas nécessairement, car les carences nutritionnelles peuvent résulter de facteurs éthologiques tels les périodes de rut, ou de mise bas, ou le cycle de reproduction. De même, le sexe a une influence, car les mâles ont un besoin particulier de phosphate et de calcium pour la construction des bois (Halls, 1984).

#### 1.2.1.2.3 Les rongeurs

Le cas des membres de l'ordre *Rodentia* est moins complexe - mais aussi éminemment moins étudié que celui des carnivores ou des herbivores. En effet, à cause de leur dentition hautement spécialisée caractérisée par des incisives proéminentes, les rongeurs

ont tous tendance à laisser des traces semblables. Il s'agit de rainures plutôt parallèles, assez larges, mais superficielles et toujours en nombre pair (Brain, 1981; Miller, 1975; Sutcliffe, 1970). Certains rongeurs comme le porc-épic (*Hystrix indica spp.*) font aussi le transport d'ossements de « petite » taille, pouvant ainsi former des taphocénoses de taille importante (Bunn, 1991).

Les traces laissées par les rongeurs peuvent parfois être confondues avec celles laissées par des canidés, car ceux-ci utilisent parfois leurs incisives pour mâchonner les ossements (Miller, 1975). Les stigmates produits par les rongeurs peuvent être confondus avec un type de lésion arthritique causé par la présence de fragments d'os dans une articulation (Bartosiewicz, 2008) (Figure 1.2).



**Figure 1.2.** Sillon arthritique sur la partie distale d'un humérus gauche d'un bovin (*Bos taurus*) (modifié de Bartosiewicz, 2008, p. 76) à gauche. Marque créée par un rongeur à droite ((Schietzelt, 2008)).

De même, on peut confondre les traces de l'action des rongeurs avec celles laissées par le raclage (Shipman et Rose, 1983). Comme chez les herbivores, la présence de traces de rongeurs laisse supposer un milieu naturel pauvre en nutriments (Cáceres et al., 2011).

#### 1.2.1.2.4 Les insectes

Le dernier taxon traité pour cette étude est celui des insectes.

Les termites mâchent le rebord des os, ce qui crée des stries parallèles. De même, elles créent des traces bien distinctives, en forme d'étoile (Backwell et al., 2012) (Figure 1.3).

Les insectes peuvent aussi creuser des tunnels (Backwell et d'Errico, 2001; Backwell et al., 2012; d'Errico et al., 2001). Aussi, les larves des papillons de nuit (*Lepidoptera*) creusent des tunnels dans les chevilles osseuses des bovidés (Behrensmeyer, 1978).



Figure 1.3. Trace en étoile typique de l'action des termites (Backwell et al., 2012, p. 75)

Une activité accrue des termites est liée à une carence en azote, qu'ils vont puiser à même le collagène des os (Fejfar et Kaiser, 2005).

### 1.2.1.3 Les fractures

Deux agents principaux causent des fractures *périmortem* : la prédation et la boucherie (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). Tous les autres agents (ex. : piétinement, combustion) créent des fractures *postmortem*. La morphologie de la fracture dépend de plusieurs facteurs : le type d'os, l'élément anatomique (notamment sa forme, les os les plus compacts tels les carpes et les tarses tendent à être plus résistants), la force de la pression, l'âge de l'animal, le temps écoulé depuis la mort, etc. (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). Toutefois, plusieurs agents (humain, animal, piétinement) peuvent créer un même type de fracture. De manière générale, un bris sur os frais sera en spirale, tandis que les os secs se fracturent perpendiculairement à l'axe principal de l'os (Andrews,

1990; Fiorillo, 1989). Si les actions humaines et animales peuvent toutes deux créer une fracture en spirale, Alcantara Garcia et ses collaborateurs (2006) ont démontré expérimentalement que les cassures causées par les humains ont un angle de fracture de plus de 110 degrés, ou de moins de 80 degrés. Les cassures dont l'angle est entre ces valeurs pourraient être dues à un carnivore (cependant, les cassures sur os sec ont aussi un angle droit (85-95 degrés) et peuvent donc recouper ces valeurs)(Fabre, 2010).

Il ne faut pas confondre les fractures avec le bris d'un os une fois qu'il est fossilisé. Une étude actualiste a démontré que les os les plus intempérisés ont plus facilement tendance à être brisés, car ils sont fragilisés (Andrews, 1995). Également, les fractures en spirale peuvent donner l'illusion que l'os a été utilisé comme outil (appelé pseudo-outil) (Myers et al., 1980).

#### ***1.2.1.4 Le piétinement***

Ensuite, un autre agent taphonomique physique est le piétinement. Le piétinement des restes squelettiques (*trampling*) est souvent considéré comme étant causé par les animaux, mais il pourrait également résulter d'actions humaines. Il peut survenir lorsque l'os est à la surface du sol ou qu'il est enterré relativement peu profondément, ou encore lorsqu'il est frotté ou traîné sur des cailloux ou des sédiments lors du mouvement d'animaux de taille importante (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012; Blasco et al., 2008). Ainsi, cette définition plutôt large inclut aussi la pression des sédiments, de même que le charriage à sec, souvent évalué conjointement au piétinement (Ex:Echassoux, 2001; Fabre, 2010). Lorsqu'un élément squelettique est traîné sur les sédiments, on dit qu'il est charrié (Echassoux, 2001). Le piétinement a pour effet de déplacer ou fragmenter les ossements et peut aussi causer des stries (Lyman, 1994b; Reitz et Wing, 1999). Il s'agit de stries souvent localisées sur la diaphyse, mais il peut aussi s'agir d'encoches (Blasco et al., 2008), ou de fractures (Olsen et Shipman, 1988).

Le piétinement a beaucoup été étudié, car les traces qu'il laisse peuvent ressembler à des marques de découpe (Figure 1.4). Les différences sont surtout sur le plan de la

profondeur des marques et de leur localisation (Andrews, 1995). Les traces de piétinement sont superficielles (Fiorillo, 1989) et leur section en coupe est en forme de « U » (Cáceres et al., 2012). De même, elles sont souvent présentes en quantité beaucoup plus importante que les traces de découpe, elles sont parallèles les unes aux autres ou orientées anarchiquement et surviennent indépendamment du type d'os (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012; Fabre, 2010). Le piétinement des animaux, particulièrement lorsqu'il s'agit de troupeaux, peut causer un polissement des os par déplacement des sédiments (Brain, 1969). Parfois, les os très piétinés sont si polis qu'on peut les confondre avec de l'os travaillé (Behrensmeyer et al., 1986; Bromage et Boyde, 1984; Miller, 1975; Reitz et Wing, 1999). Aussi, le piétinement peut entraîner des fractures osseuses qui peuvent être confondues avec celles laissées par l'extraction de la moelle, décrites précédemment (Reitz et Wing, 1999).



**Figure 1.4. Traces anarchiques (pointées par les flèches) causées par le piétinement (Domínguez-Rodrigo et al., 2009, p. 4626)**

Le fait que les ossements d'un assemblage soient très piétinés est un indicateur d'une concentration importante d'activités, donc d'un lieu très fréquenté (Domínguez-Rodrigo et al., 2009, p. 2646).

## **1.2.2 Agents naturels (altérations chimiques)**

### ***1.2.2.1 La combustion***

Les brûlures sur les os sont dues à la chaleur extrême, que ce soit par un feu naturel, par la cuisson ou par leur utilisation comme combustible. Elles se manifestent par un changement de couleur, de composition et parfois de forme (torsion) des os. La combustion peut même causer la fracture des os et créer un motif de fissures en polygone, très distinct de celui créé par la météorisation, expliqué ci-après (Blasco et al., 2008; Olsen et Shipman, 1988; Reitz et Wing, 1999). Les traces de brûlure n'effacent pas nécessairement les stigmates laissés par les autres agents taphonomiques. Par exemple, elles n'effacent pas les stries (Shipman, 1981). Certains considèrent qu'un os brûlé sera fragilisé et donc plus vulnérable à l'effet des autres agents taphonomiques comme le piétinement (Guérin et Faure, 2002), tandis que d'autres postulent qu'un os brûlé serait recristallisé et donc renforcé (Stiner et al., 1995).

L'interprétation la plus évidente de la combustion est le comportement de cuisson. Cependant, pour que des changements visibles s'opèrent, il faut que l'os soit chauffé à relativement haute température. Considérant que la viande protège l'os de la chaleur directe du feu et que les hominidés n'aient pas nécessairement cuit la viande entièrement, il est possible que les changements de couleur n'aient pas lieu, surtout pour des périodes anciennes (Gilchrist et Mytum, 1986). Les supposées plus anciennes traces de feu associés à des hominines se trouvent dans un site près du lac Turkana ; toutefois, leur datation est beaucoup plus récente que celle attribuée aux assemblages étudiés (Shipman et al., 1984). Par conséquent, toute trace de combustion décelée sur les fossiles étudiés dans le contexte de cette étude résultera probablement de feux naturels (feu de forêt, feu de savane, ou feu de souche) (Gowlett et Wrangham, 2013).

Les feux d'origine naturelle et culturelle peuvent se manifester de façon semblable sur les os, les différences principales étant que les feux anthropiques peuvent être associés à des artefacts et qu'ils causent des marques plus localisées sur les os que les feux naturels

(Gowlett et Wrangham, 2013). Ces derniers surviennent surtout dans les climats arides (Gowlett et Wrangham, 2013). À l'occasion, des feux d'origine non anthropique peuvent causer des décès de masse et constituer la cause de l'accumulation d'un assemblage (Andersen, 1996; Gowlett et Wrangham, 2013). Finalement, certains assemblages africains du Pliocène comportent des ossements dont les traces de combustion sont associées à des causes naturelles, par exemple l'assemblage du West Coast Fossil Park en Afrique du Sud (Zeigler et al., 2005). Il demeure donc tout à fait possible que les fossiles analysés dans le cadre de cette étude comportent également de telles traces. Puisque les ossements étudiés ne sont pas en milieu karstique, les traces de manganèse, qui peuvent être confondues avec des traces de brûlure, ne constituent pas une cause de confusion possible dans ce cas (Franz-Odenaal, 2001).

#### ***1.2.2.2 La dissolution***

La dissolution correspond à la perte de surface d'un os, qu'elle soit d'origine chimique ou biochimique (Shahack-Gross et al., 1997). Elle constitue en quelque sorte l'équivalent chimique de l'abrasion mécanique (Lyman, 1994b). Elle donne une forme irrégulière à la surface de l'os (Lyman, 2008). Les formes les plus communément admises de dissolution sont celles causées par l'humidité, l'eau (dont le taux d'acidité peut mener à la dissolution), l'acidité du sol et l'acidité sécrétée par les radicelles (Fabre, 2010). Un autre type de dissolution est celle causée par l'oxyde de manganèse (Andrews, 1990; Fabre, 2010; Fernandez-Jalvo et Andrews, 1992). Ce processus taphonomique ne fait toutefois pas l'unanimité : certains le catégorisent avec la digestion (Fernández et al., 2011) et d'autres classent cet agent parmi les processus diagénétiques (ex.: Williams, 2003). L'agent responsable de la dissolution est très difficile à identifier sur les ossements par les chercheurs – elle est même énigmatique selon Eberth et ses collaborateurs (ex.: Denys, 2002)-, car les traces laissées peuvent ressembler à l'effet des sucs gastriques des carnivores (2007), l'abrasion ou l'intempérisation (Andrews, 1995).

### ***1.2.2.3 La météorisation***

La météorisation, aussi appelée intempérisation (Eberth et al., 2007; Lyman, 2008), correspond à l'exposition aux agents atmosphériques tels la pluie, le soleil, le vent et la température (Poplin et al., 1985). La fonction naturelle de la météorisation est de dégrader les os afin d'en recycler les nutriments. Elle a pour effet de séparer les constituants organiques et inorganiques d'un os. Son degré de sévérité dépend de la nature des conditions météorologiques, mais également du temps d'exposition et des caractéristiques de l'os (Guérin et Faure, 2002; Phoca-Cosmetatou, 2002). Un os ayant subi l'effet des intempéries aura une apparence craquelée, avec des écailles d'os qui se détachent (Reitz et Wing, 1999). Ces craquelures seront normalement parallèles à l'axe de la diaphyse de l'os. Après la perte de son contenu organique, l'os affecté subira une perte de son contenu minéral (Eberth et al., 2007; Tappen, 1969). L'action du soleil donne une couche superficielle à texture crayeuse aux os (Tappen, 1969). Toutefois, la météorisation affecte plus lentement les ossements de grands mammifères que ceux de taille plus restreinte (Miller, 1975).

Les traces de météorisation peuvent être confondues avec celles de la vermiculation (Andrews, 1995). De même, elles peuvent entraîner des fractures osseuses qui peuvent être confondues avec celles laissées par l'extraction de la moelle par les humains ou les animaux, si l'angle de fracturation n'est pas considéré (Lyman, 1994b). Si la vitesse d'altération dépend des conditions climatiques locales, il n'y aurait pas de lien entre le degré de météorisation et le type d'habitat de manière plus générale (Reitz et Wing, 1999). Selon Behrensmeyer (Behrensmeyer, 1978), le stade de météorisation peut servir à estimer le temps d'exposition d'un os avant son enfouissement, mais cela reste très relatif, car hautement dépendant des conditions locales. Ainsi, un os qui a été enfoui rapidement devrait démontrer très peu – voire pas du tout – de météorisation. Bref, un assemblage contenant des ossements avec tous les stades de météorisation serait généralement lié à une accumulation et un enfouissement plus progressifs (1982).



### 1.2.3 Agents naturels (altérations physico-chimiques)

#### 1.2.3.1 La digestion

Le premier agent d'origine mixte présenté est la digestion. Cet agent influe physiquement et chimiquement sur l'os, c'est-à-dire qu'elle en modifie la composition et la structure interne (Behrensmeyer, 1978). Les acides gastriques et les enzymes qui participent à la digestion créent dans les os des trous à l'apparence lisse (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012) (Figure 1.5). Il arrive également que ces os soient polis, ce qui peut confondre le chercheur sur l'origine de l'agent (intempérisation, mouvement des sédiments, piétinement, eau) (Davis, 1987; Kitching, 1963; Reitz et Wing, 1999; Shipman, 1981; Sutcliffe, 1970). Lorsqu'ils sont brisés, les bords sont amincis et rendus tranchants (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012; Reitz et Wing, 1999). De même, l'os subit une réduction générale de sa taille (Fisher, 1995).

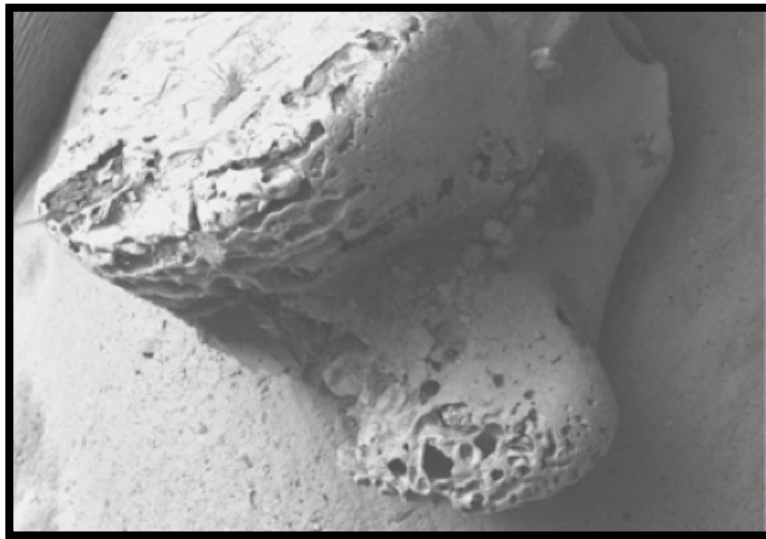


Figure 1.5 Partie distale d'un os d'oiseau digéré par un chacal lors d'une étude actualiste (Kolska Horwitz, 1990)

La digestion est principalement étudiée sur les os de petite dimension, les fragments d'os, ou les dents, car les éléments de plus petite taille sont plus fréquemment ingérés et digérés (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012, p. 205). Plus l'os est gros, moins il a de chance d'être digéré complètement, même par des carnivores de grande taille. Par

exemple, des os longs de mammifère ont été trouvés presque intacts dans des coprolithes (matières fécales fossilisées) de tyrannosaures (Williams, 2003)). Sur les dents, on observe la perte de l'émail. Même dans les degrés les plus extrêmes de digestion, la dentine n'est pas systématiquement touchée, car il s'agit d'une partie au contenu minéral moins important que l'émail, ce qui la rend plus résistante aux acides gastriques (Varricchio, 2001). De même, ce phénomène a surtout été étudié chez les carnivores, particulièrement chez les hyènes, car celles-ci sont adaptées à l'ingestion des ossements (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). Les canidés ont plus tendance à avaler les os que les félidés (Gilbert, 1980; Stiner et al., 2012). Certains oiseaux peuvent ingérer de petits mammifères y compris leurs dents, mais ils régurgitent les tissus durs (Stiner et al., 2012).

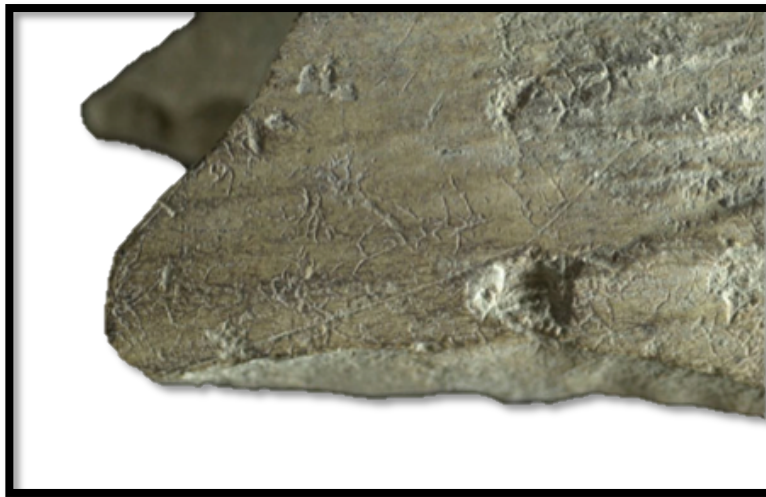
Une tendance générale est que les traces laissées par les petits prédateurs pendant la digestion sont localisées à un certain endroit sur l'os, tandis que la digestion des plus grands (ex. : crocodile, hyène) touche toute la surface, ce qui est lié à une digestion plus complète de la proie (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). Certains prédateurs ont des acides digestifs plus puissants que d'autres. De même, le degré de digestion dépend de l'appétit (un animal qui a faim assurera une digestion complète de la proie) et de l'âge de l'animal, les immatures ayant une capacité digestive plus importante que celle des adultes (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). Une étude actualiste sur les canidés et une autre sur les félidés ont démontré que l'ampleur de la destruction des ossements d'une proie diminue lorsque l'âge de celle-ci augmente. Ainsi, les ossements d'animaux immatures ont beaucoup plus tendance à subir une destruction complète que ceux des individus matures (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). Ce facteur aura donc un effet sur le profil démographique des individus représentés dans l'assemblage fossile.

Un degré de digestion élevé est lié à un appétit plus intense de la part du prédateur, phénomène qui peut être lié à la disponibilité ou la vulnérabilité des proies dans le milieu (Munson et Garniewicz, 2003; Stiner et al., 2012). Plus la digestion sera élevée, plus l'os sera détruit, car les éléments nutritifs de la carcasse seront exploités au maximum. La digestion d'une proie permet de déduire des informations sur le comportement du

prédateur telles la sélectivité et l'adaptabilité de la chasse (Njau et Blumenshine, 2006). Tout comme les traces de dent, les traces de digestion permettent de déduire quel est l'agent accumulateur de l'assemblage (Fernandez-Jalvo et Andrews, 1992; Williams, 2003). Selon une étude de cas actualiste, l'effet de la digestion humaine est semblable à celui des carnivores (Fernandez-Jalvo et Andrews, 1992).

### **1.2.3.2 La vermiculation**

La vermiculation, ou l'action des racines est un agent naturel à la fois chimique et physique. En effet, lorsque les racines croissent ou se décomposent, elles laissent des empreintes chimiques sur la surface des os par la sécrétion d'acides durant l'absorption de nutriments (Crandall et Stahl, 1995). En outre, ce phénomène se manifeste physiquement par des marques dendritiques superficielles dont la forme en coupe transversale est en « U », ou encore par de légers renflements (Cáceres et al., 2012) (Figure 1.6). Aussi, lorsque l'action des racines est particulièrement importante, elle peut aller jusqu'à détruire l'os en le fendant (Behrensmeyer, 1978; Lyman, 1994b; Phoca-Cosmetatou, 2002).



**Figure 1.6. Vermiculation sur un fragment de tibia de mammifère (Lyman, 1994b)**

La vermiculation peut évidemment être liée au couvert végétal, mais elle permet également d'estimer globalement le temps de déposition et d'enfouissement de l'os

(modifié de Cáceres et al., 2012, p. 172). Pour l'instant, on en connaît peu sur le type de plantes laissant les traces et sur le temps nécessaire à la création des traces (White, 1992).

#### **1.2.4 Agents anthropiques**

Les humains exploitent les ressources animales pour leur apport nutritif (viande, moelle, sang, cervelle, organes) ainsi que des pour des usages secondaires comme les habits ou les bijoux (ligament, poils, dents, etc.) (Lyman, 1994b). Les traces laissées par des agents anthropiques sont communément étudiées par les zooarchéologues. Déceler les indices de comportement humain est le but de la majorité des études taphonomiques. Cela est d'autant plus vrai dans le cas de localités comme Mursi, qui ne recèlent pas de restes d'hominines, car il s'agit d'une façon alternative et indirecte de noter leur passage éventuel. Toutefois, à cause de l'ancienneté de la formation géologique, il demeure peu probable de trouver des fossiles portant des traces. En effet, les plus anciennes traces anthropiques, observées sur quelques ossements sur le site de Dikika, dateraient d'entre 3,42 et 3,24 Ma (Fisher, 1995). Ces données sont cependant critiquées (McPherron et al., 2010). Une date plus récente (2,6 Ma, sur le site Gona) est plus communément acceptée (ex: Domínguez-Rodrigo et al., 2010; Domínguez-Rodrigo et al., 2012). En guise de rappel, le membre A de la Formation Shungura est daté entre 3,33 et 3,59 Ma et la Formation Mursi de 3,95 à 4,03 Ma. Les datations des premières traces de l'action humaine sont donc antérieures de plusieurs milliers d'années aux datations des dépôts fossilifères étudiés ici.

Une source importante de données sur les traces anthropiques provient des études ethnoarchéologiques (Semaw et al., 1997). Les marques anthropiques de boucherie sont souvent situées à des endroits très précis : les lieux d'attachement de muscles ou de tendons. Elles sont donc soit d'orientation transversale situées aux épiphyses, ou encore longitudinales ou obliques (ex: Binford, 1981; Brain, 1981; Bunn, 1983). De même, elles sont généralement profondes, étroites et souvent longues (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012; Guérin et Faure, 2002). Les outils créent des marques linéaires qui ont une forme

de « V » lorsqu'elles sont observées en coupe transversale et les chercheurs peuvent généralement déterminer leur direction (Fisher, 1995; Guérin et Faure, 2002). Shipman et Rose (Bartosiewicz, 2008; Blasco et al., 2008; Domínguez-Rodrigo et al., 2009) avancent qu'il est possible de reconnaître une trace de découpe produite par un outil en silex observable au microscope électronique à balayage qui se manifeste par la présence du *shoulder effect*, c'est-à-dire la présence de stries accessoires parallèles à la strie principale, car elles apparaissent conjointement. Cependant, celles-ci ne sont pas toujours présentes (1983). Les traces linéaires peuvent être le résultat de boucherie (dépouillement, désarticulation, décarnisation), mais aussi de gravure (Fisher, 1995). Elles peuvent être confondues avec des traces de griffe ou de dent animale (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012) ou de piétinement (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012; Fisher, 1995), car ces agents peuvent aussi produire des stries.

De même, les traces de percussion et de raclage sont associées à l'action humaine (ex.: Domínguez-Rodrigo et al., 2010). La moelle, élément recherché pour ses propriétés nutritives et gustatives, peut être retirée en fractionnant les os. Ce comportement se traduit par la présence d'encoches de percussion en périphérie de la fracture (Guérin et Faure, 2002; Mallye, 2007; Potts et Shipman, 1981; Shipman et Rose, 1983). Les hominies peuvent également être les agents indirects d'os brûlés ou de polissage, qui découlent de la cuisson. Lorsque l'os est frais, le geste crée des fractures et des éclats de forme conchoïdale (en spirale) (Mallye, 2007). Cependant, de telles fractures ne sont pas diagnostiques du comportement anthropique, car elles peuvent aussi être le résultat de piétinement ou de l'action des carnivores, quoique les traces d'utilisation des pierres d'enclume peuvent être concluantes (Fisher, 1995).

Les traces de dents humaines sont superficielles et difficiles à observer (Fisher, 1995) et les incisives, les canines et la première prémolaire créent des traces de nature essentiellement semblable à celles laissées par les carnivores (perforations, entailles, etc.) (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012; Shipman et Rose, 1983). Cependant, quelques différences permettent de distinguer les prédateurs humains en tenant compte de caractéristiques multiples (ex : un os courbé traduirait l'application d'une force manuelle

dans le but de le fracturer) (Landt, 2007; Saladié et al., 2012; White, 1992). De même, certaines traces laissées sur les os de petits animaux comme les oiseaux ou les petits mammifères sont directement associées à l'activité humaine, car elles sont le résultat d'un travail manuel (Saladié et al., 2012). L'analyse des traces de dents et de manipulations humaines est particulièrement intéressante dans des contextes prétechnologiques, car il s'agit d'une façon alternative de détecter la présence humaine (Laroulandie, 2004). Comme pour les animaux, une absence de trace anthropique ne permet pas de conclure que l'humain n'a pas été impliqué avec l'os (Saladié et al., 2012).

## Chapitre 2: Contexte et questions de recherche

### 2.1 Géographie et datation

Le Kenya, la Tanzanie et l'Éthiopie sont trois pays d'Afrique de l'Est reconnus pour leurs formations géologiques couvrant une période de plusieurs millions d'années, de la fin du Miocène jusqu'au Pléistocène. Le groupe de l'Omo, qui s'étend en Éthiopie et au Kenya, contient les deux Formations qui font l'objet de cette étude, c'est-à-dire Mursi et Shungura. Ce groupe contient aussi les Formations Nkalabong, Usno, Nachukui et Koobi Fora (Figure 2.1) (Bunn, 1991). Ensemble, ces formations comprennent plus de 70 000 restes fossiles de vertébrés, dont plusieurs hominines (Brown et al., 2013; de Heinzelin, 1983). Le groupe de l'Omo sert de référence pour évaluer la période correspondant aux unités stratigraphiques des gisements africains de périodes semblables tels Aramis, Maka, Asa Issie, Sagantole, Hadar et Bouri en Éthiopie, ou encore Laetoli en Tanzanie pour n'en nommer que quelques-uns (Bobe et al., 2007).

La basse vallée de l'Omo est située dans le sud-ouest de l'Éthiopie. Elle est généralement associée au bassin du lac Turkana (Kenya), dont elle est la continuation septentrionale (Brown et al., 2013; Guillemot, 1997), correspondant au bassin Omo-Turkana. Les différentes sections du groupe Omo sont établies selon la géologie, donc indépendamment des fossiles qui s'y trouvent (contrairement aux divisions biostratigraphiques) (Alemseged et al., 2007; Bobe, 2011). L'unité de base lithostratigraphique est la couche (ou strate). Il s'agit d'un ensemble sédimentaire compris entre deux surfaces plus ou moins parallèles. Un ensemble de couches est appelé un membre (ex. : membre A de la Formation Shungura). Une formation géologique est un ensemble de membres (ex. : Formation Mursi) et plusieurs membres forment un groupe (ex. : groupe Omo). Toutes les unités peuvent alternativement être appelées *dépôt fossilifère*, à la condition qu'elles aient livré des fossiles.

Les couches sédimentaires sont formées de successions de plaines alluviales de l'Omo ancien, un fleuve semblable à l'Omo actuel (Foucault et Raoult, 1995). L'écartement du rift africain, la dégradation du plateau éthiopien et l'effet de subsidence du paléolac (*c.-à-d.*, une force qui exerce une pression qui pousse le sol à se déplacer vers le bas) sont des phénomènes ayant permis l'accumulation de près de 800 mètres de sédiments, eux-mêmes bougés par les phénomènes tectoniques. L'érosion a mis au jour des couches de sable consolidé et des tufs volcaniques, datés à l'aide des éléments chimiques qu'ils contiennent (de Heinzelin, 1983). Des datations absolues sont établies à l'aide du Potassium/Argon ainsi que des datations relatives en comparant avec d'autres dépôts volcaniques (Guillemot, 1997). Il s'agit des sources des datations utilisées dans cette étude.



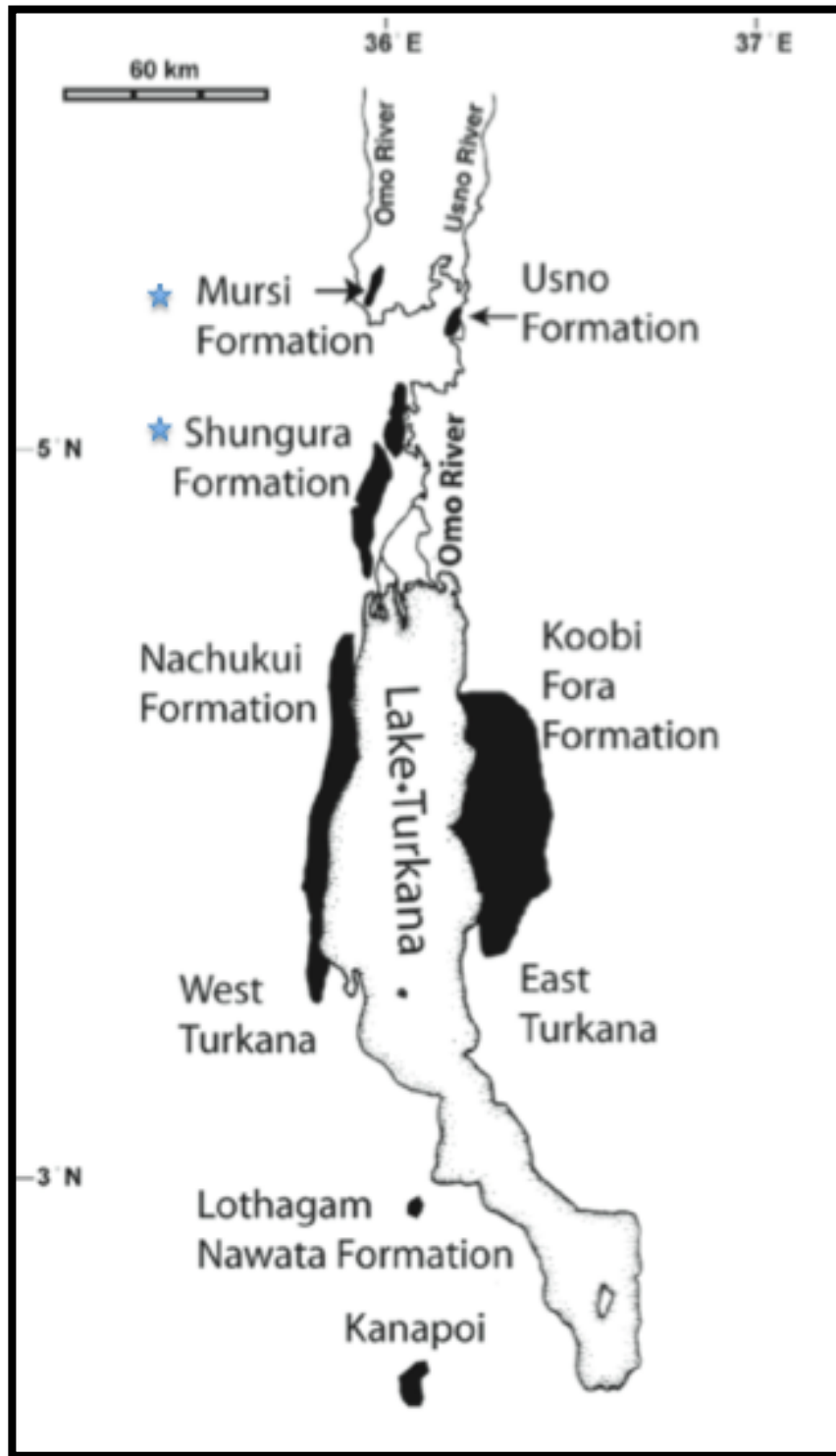


Figure 2.1. Carte de la basse vallée de l'Omo et du lac Turkana présentant les gisements étudiés (étoiles bleues) (Guillemot, 1997)

Les Formations Mursi et Shungura (jusqu'au membre C) datent du Pliocène (modifié à partir de Bobe et al., 2007, p. 132). Le Pliocène, période géologique qui suit le Miocène et précède le Pléistocène, est compris entre 5,3 et 2,6 Ma (Bobe, 2011).

Mursi est une des plus anciennes formations géologiques de la vallée de l'Omo (Walker et al., 2013). D'une épaisseur de 110 mètres, on retrouve dans sa partie supérieure le Basalte Mursi, daté de  $3,99 \pm 0,04$  Ma (Alemseged et al., 1996). Un basalte est une roche d'origine volcanique de couleur noire formée de magma refroidi (Haileab et al., 2004). La partie sédimentaire sous-jacente est divisée en 9 couches, allant de M-T à M-L, cette dernière étant la plus récente (Foucault et Raoult, 1995). Une classification alternative est proposée par Butzer (de Heinzelin, 1983; Haileab et al., 2004), qui numérote les membres de I à IV, le premier étant le plus ancien. Ce dépôt est formé de sédiments d'origine deltaïque et fluvio-littorale (1969, 1976). Les sédiments de la Formation Mursi, un mélange de sédiments consolidés (limon, sable et argile) et pyroclastiques (tuf), sont de couleur jaune, du moins dans la portions des *Yellow Sands* (Butzer, 1976) (figure 2.2). La provenance géologique des fossiles étudiés dans le cadre de ce mémoire n'est pas toujours connue. Toutefois, il semble que la Formation Mursi n'aie fait l'objet que de prospections, ce qui permet de supposer les fossiles provenaient probablement des couches supérieures (Foucault et Raoult, 1995). Parmi les dépôts sédimentaires du même âge que la Formation Mursi, on retrouve les membres Apak et Lonyumun de la formation Nachuki, le membre Lonyumun de la formation Koobi Fora, la formation Kanapoi et les couches à la base de la formation Usno (Butzer, 1976). Les basaltes de plusieurs formations géologiques est-africaines datant du Pliocène ont des noms locaux (ex.: Mursi, Lothagam), alors qu'il s'agit probablement d'un ensemble du même âge s'étendant sur une superficie de 50 000 km<sup>2</sup>, et récemment nommé *groupe Gombe* (Feibel, 2011; Haileab et al., 2004).

La Formation Shungura est située au sud de la formation Mursi et à l'ouest de la rivière Omo. Elle comprend douze membres, nommées *Basal*, puis de A à L (omettant le I) et datées de 3,6 à 1,05 Ma (Haileab et al., 2004). Avec ses 766 mètres d'épaisseur, il s'agit de la formation la plus épaisse du groupe Omo, ainsi que la plus fossilifère (Feibel et al.,

1989). Elle est renommée pour sa stratigraphie complète et claire, pour les témoins d'une industrie lithique très ancienne qu'elle contient (Alemseged et al., 1996; Brown et al., 2013), ainsi que pour les nombreux fossiles qu'elle a livrés. Conséquemment, cette formation a fait l'objet de nombreuses publications (Chavaillon, 1976). À Shungura, chaque membre (excepté le *Basal*) est composé d'un tuf volcanique au-dessus duquel on trouve une couche de sédiment (ex.: Alemseged, 2003; Bobe et Eck, 2001; Cooke, 2007; Coppens, 1976; Souron et al., 2012; Werdelin et Lewis, 2005). Un tuf volcanique est une roche composée de projections volcaniques solidifiées par l'eau et disposées en couche (Butzer, 1976). Chacun des membres consiste en un mélange d'argile et de limon couvert d'un mélange de sable grossier à fin, d'argile et de limon. Les sédiments sont de couleur grise jaunâtre à brune pâle. On retrouve également quelques inclusions de tuf (J. de Heinzelin et al., 1976). Le membre A, daté environ de 3,33 à 3,59 Ma a une épaisseur de 31,60 mètres (J de Heinzelin et al., 1976). À sa base, on retrouve le tuf volcanique A (Alemseged, 2003; de Heinzelin, 1983). C'est uniquement les fossiles attribués à ce membre qui seront analysés dans le cadre de ce mémoire, car il s'agit du membre à la datation la plus ancienne, donc celui qui est le plus comparable à la Formation Mursi. Le membre A de la Formation Shungura est associé géologiquement à la couche Kataboi de la formation Nachukui ainsi qu'à la couche Lokochot de Koobi Fora (Brown et al., 2013). Enfin, les sédiments des formations géologiques Mursi et Shungura, décrits comme similaires, ont des composants fluviolacustres, témoignant la présence d'un paléolac Turkana et d'une paléorivière Omo (McDougall et al., 2012).

## **2.2 Historique des recherches**

### **2.2.1 Recherches pionnières dans la vallée de l'Omo**

Samuel Teleki et Ludwig von Höhnelt sont les premiers Européens attestant avoir exploré la vallée de l'Omo, en 1888 (Bobe, 1997; Butzer, 1976; J. de Heinzelin et al., 1976). Entre cette première expédition et celle de du Bourg de Bozas (1901), les armées de l'Empereur Ménélik II d'Éthiopie ainsi que quelques explorateurs occidentaux

(Donaldson Smith, Bottego, Austin, Wolde Giorgis, Léontieff, Bulatovitch) foulent le sol de la vallée de l'Omo (Guillemot, 1997).

Les premiers fossiles de vertébrés sont collectés par un membre de l'équipe de Bourg de Bozas : le naturaliste Emil Brumpt (Guillemot, 1997). Le paléontologue Joleaud étudie également ces fossiles entre 1920 et 1930, de même que Camille d'Arambourg qui publiera d'importants ouvrages sur la faune (1935-1948), à partir du matériel amassé sur le terrain lors de recherches préliminaires (J. de Heinzelin et al., 1976). L'étendue du potentiel fossilifère de la Formation Shungura est connu dès le début des années 40, alors qu'Heselon Mukiri, assistant du Dr. Louis Leakey, y collecte des fossiles qu'il envoie au musée national du Kenya (alors le Corydon Museum) pour y être étudiés (Guillemot, 1997).

Les premières fouilles systématiques de la vallée de l'Omo sont entreprises par la Mission Scientifique de l'Omo (aussi appelée *International Omo Research Expedition*, ou *IORE*), de 1967 à 1976 (Eck, 2007), composée d'équipes de trois pays : la France, les États-Unis et le Kenya (Coppens et Howell, 1985). C'est d'Arambourg qui assure alors la direction de la section française. Il est remplacé deux ans plus tard par Yves Coppens, jusqu'alors son assistant (Guillemot, 1997). Clark Howell dirige la partie américaine et Louis Leakey (assisté de son fils Richard), la partie kényane. Cette dernière travaille sur les formations Kibish et Mursi et l'équipe française sur Shungura et Usno. La Mission Scientifique met au jour les premiers fossiles d'hominines à la fin des années 60, ce qui vaut dès lors à l'Éthiopie le surnom de « berceau de l'humanité » (Coppens, 1976; Guillemot, 1997).

Les fossiles de vertébrés sont expédiés généralement en France, aux États-Unis et en Angleterre pour être étudiés, mais plusieurs ont été rapatriés au Musée National d'Addis-Abeba au milieu des années 90 (Guillemot, 1997).

### 2.2.2 Recherches à la Formation Mursi

La Formation Mursi a été décrite par le *IORE* en juin 1967 (Guillemot, 1997). Cette formation est peu étudiée, car elle est moins fossilifère que les formations environnantes. Déjà, en 1976, de Heinzelin et ses collègues mentionnent que les fossiles qui y sont répertoriés sont relativement peu abondants.

Les fossiles collectés à la formation Mursi proviennent en majorité d'une même localité, la partie exposée la plus connue, appelée *Yellow Sands*, au sud de la formation (J. de Heinzelin et al., 1976). Mais, entre 2009 et 2012, les prospections ont été reprises par une nouvelle équipe sous la direction de Michelle Drapeau. La partie nord a alors été explorée, ce qui a permis de découvrir une nouvelle localité, nommée *Cholo* (Drapeau et Bobe, 2010) (Figure 0.2).

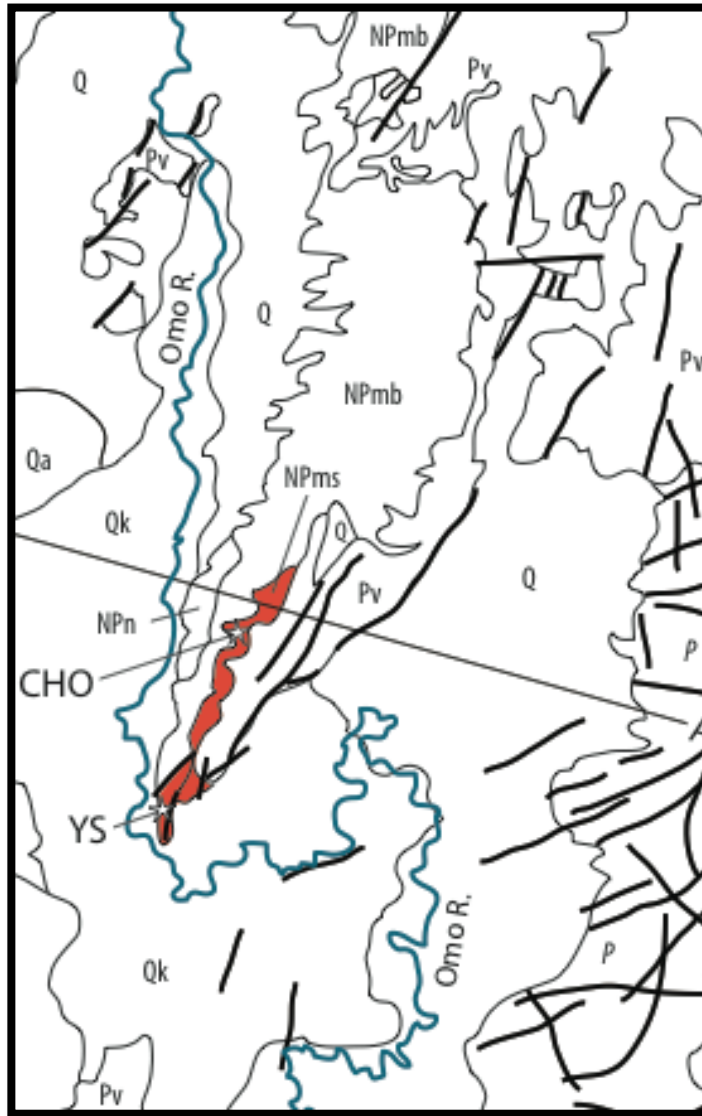


Figure 0.2. Carte de la Formation Mursi illustrant les localités identifiées : Yellow Sands= YS. Cholo= CHO. (Drapeau et al., 2013)

### 2.2.3 Recherches à la Formation Shungura

En 1968, les Américains étudient la partie nord de la Formation Shungura et les Français en étudient la partie sud. Jusqu'au terme des recherches au milieu des années '70, la Mission Scientifique de l'Omo prélèvera plus de 50 000 spécimens à Shungura (Drapeau et al., 2013).

Les recherches de terrain sont reprises en 2006 par une équipe de chercheurs français, états-uniens, éthiopiens et tchadiens dirigée par Jean-Renaud Boisserie, le *Omo Group Research Expedition*. Les recherches sont toujours en cours et ont livré plus d'un millier de nouveaux spécimens, dont près d'une dizaine de restes d'hominines (Alemseged, 2003).

## **2.3 Paléoenvironnement**

En Afrique de l'Est, le Pliocène est une période de transition entre le climat humide, chaud et constant du Miocène et le climat sec saisonnier de savane caractérisant le Pléistocène (Boisserie et al., 2010). Puisque le climat est en processus de changement, on y retrouve de nombreuses oscillations climatiques (Alemseged, 2003; Hernández Fernández et Vrba, 2006), ce qui est appuyé par les études sur les sédiments marins (Alemseged, 2003). On associe à ce portrait climatique, en outre, une expansion de la zone des prairies (*grasslands*) (deMenocal, 2004; Hernández Fernández et Vrba, 2006). Les importantes activités tectoniques et volcaniques peuvent aussi grandement influencer le climat localement (Levin et al., 2004).

Les informations sur le paléoclimat proviennent principalement des données isotopiques, polliniques, des niveaux des lacs, ainsi que celles découlant de la faune.

### **2.3.1 Géochimie isotopique**

Les études d'isotope de carbone sur la faune semblent démontrer que Mursi était un environnement humide et/ou de forêt dense. En effet, les 72 spécimens testés ont une alimentation de type  $C_3$  (se sont donc des *grazers*), ou alors une alimentation de mixte  $C_3/C_4$ . Ces valeurs sont assez atypiques notamment pour d'autres Proboscidiens du Pléistocène (Reynolds, 2007).

Si plusieurs études isotopiques sont faites sur la faune de Shungura (Drapeau et al., 2013), il semble qu'aucun spécimen du membre A n'ait fait l'objet de ce type d'étude.

### **2.3.2 Palynologie**

Un environnement sec associé à la savane, la forêt de montagne ou, dans une moindre mesure, la forêt-galerie serait caractéristique de Mursi selon l'analyse de pollen (Ericson et al., 1981; Sillen, 1986; Souron et al., 2012). Les variations de température y seraient importantes.

Cependant, à Shungura, les prélèvements polliniques ne sont opérés qu'à partir du membre B. Ceux-ci indiquent une présence importante d'arbres (Dechamps et Maes, 1981).

Toutefois, la conservation des échantillons laissait à désirer et les interprétations se contredisaient parfois pour une même localité (Bobe et Eck, 2001). Il convient donc d'adopter une certaine prudence quant à ces interprétations.

### **2.3.3 Paléosols**

Selon les études de sols anciens, la température moyenne correspondant à la période de formation de la Formation Mursi est assez chaude, avec une saisonnalité marquée. Une saison de sécheresse alternerait avec une courte, mais puissante saison des pluies (entre 500 et 1 200 mm de précipitation) (Bonnefille et Vincens, 1985). Au sein du membre A de la Formation Shungura, le climat serait assez chaud et la percolation dans les paléosols permettrait de détecter un climat pluvieux, comme à Mursi. Ainsi, la tombée de pluie annuelle avoisinerait les 500 à 1000 mm, mais la saisonnalité y serait moins prononcée (de Heinzelin, 1983).



### **2.3.4 Analogies avec des taxons actuels**

Plusieurs informations sur les fossiles peuvent être obtenues par des analogies avec la faune et la flore actuelle. Le concept de préférence d'habitat est central à l'écologie (de Heinzelin, 1983). Les facteurs qui influencent la niche écologique d'une espèce faunique et/ou floristique, nombreux et interreliés, sont : le climat, le régime alimentaire, les besoins locomoteurs, le comportement (social, migratoire, etc.), la taille de l'individu, etc. (Reitz et Wing, 1999). Il faut aussi prendre en compte les facteurs de changement de l'environnement telles la topographie, les variations de température, les précipitations, la disponibilité des ressources alimentaires et des partenaires sexuels, ainsi que les comportements d'hibernation chez certains taxons (Guérin et Faure, 2002; Reitz et Wing, 1999).

On peut faire des inférences sur le type de milieu à partir des animaux ou des végétaux qu'on y retrouve. Par exemple, une forte proportion d'animaux aquatiques indique la présence de lacs ou de rivières (Reitz et Wing, 1999). Certaines espèces appelées « indicatrices » sont considérées comme étant inféodées à un milieu. Ces dernières sont les plus utilisées pour reconstituer le paléoenvironnement. Dans le cas des animaux, ils sont souvent de petite taille et sédentaires (Reed et Rector, 2007). Il s'agit particulièrement, mais pas exclusivement, de micromammifères (Reitz et Wing, 1999). À l'opposé, certains taxons sont ubiquistes (c'est-à-dire polyvalents).

#### **2.3.4.1 Faune**

Certains chercheurs proposent que ce soit les herbivores qui fournissent une reconstitution environnementale plus précise, car ils sont dépendants du couvert végétal, lequel influence leurs comportements fourrageur et reproducteur. Une distinction générale importante chez les herbivores est celle entre les animaux hypsodontes et brachyodontes. Le principe de base est que les herbivores usent beaucoup les couronnes de leurs dents lorsqu'ils s'alimentent. On se fie par conséquent à la hauteur relative de la couronne dentaire pour déduire dans quelle mesure le régime alimentaire du taxon était

abrasif. Les brachyodontes ont des couronnes dentaires plus basses, ce qui traduit une alimentation à base de nourriture tendre (*browsers*). Les hypsodontes, avec leurs couronnes dentaires plus hautes, peuvent tolérer une alimentation plus coriace (*grazers*) (Avery, 2001).

Certains spécialistes ont décrit la faune de la Formation Mursi comme étant « corrélée » à celle des membres inférieurs de la Formation Shungura (Gordon et Illius, 1994; Janis, 1984; Reitz et Wing, 1999). En d'autres termes, ceux-ci considèrent que la composition de la faune de ces deux collections est similaire, qu'on y retrouve des taxons semblables et dans des proportions comparables.

Les taxons étudiés dans le cadre de ce mémoire sont présentés dans les sections qui suivent ainsi que dans le tableau 2.1.

Tableau 2.I : Liste des taxons des assemblages fauniques des Fms Mursi et Shungura, membre A pour lesquels on peut faire des associations paléocéologiques<sup>12</sup> (Behrensmeyer, 1976; Kullmer et al., 2008)

Famille/Ordre	Taxon	Fm Mursi	Mbr A, Fm Shun.	Végétation	Association à l'eau
Poissons	<i>Hydrocynus</i> <i>sp.</i>	✓		Ouvert	✓
	<i>Pisces</i> <i>sp.</i>		✓	-	✓
	<i>Sindacharax</i> <i>sp.</i>	✓		Ouvert	✓
Crocodilidés	<i>Crocodylus</i> <i>spp.</i>	✓	✓	Berges	✓
	<i>E. brumpti</i>	✓		Berges	✓
Cercopithécidés	<i>Papio</i> <i>sp.</i>		✓	Ouvert/ Forêt	✓
	<i>R. turkanensis</i>		✓	Forêt	
	<i>Theropithecus</i> <i>sp.</i>		✓	Forêt- galerie	
Carnivores	<i>Canidae</i> <i>sp.</i>	✓		Ouvert	
Proboscidiens	<i>A. kenyensis</i>	✓		Ouvert/forêt	✓
	<i>D. bozasi</i>	✓	✓	Savane arborée	
	<i>Elephas</i> <i>spp.</i>	✓	✓	Ouvert/forêt	✓
	<i>Loxodonta</i> <i>spp.</i>	✓	✓	Ouvert/forêt	✓
Rhinocerotidés	<i>D. bicornis</i>	✓		Buissons	✓
Bovidés	<i>Aepyceros</i> <i>sp.</i>	✓	✓	Forêt/ prairie	
	<i>Bovini</i> <i>sp.</i>	✓	✓	Forêt	✓
	<i>Tragelaphus</i> <i>sp.</i>	✓	✓	-	✓
Giraffidés	<i>Girafidae</i> <i>sp.</i>	✓		Ouvert/feuil lage	
	<i>G. jumae</i>		✓	Ouvert/feuil lage	
Hippopotamidés	<i>H.</i> <i>protamphibius</i>	✓	✓	Prairies	✓
Suidés	<i>K. limnestes</i>		✓	Buissons/ forêt	
	<i>No. euilius</i>		✓	Buissons/ forêt	

<sup>1</sup> Sp.: espèce non identifiée; Spp.: plusieurs espèces d'un même genre (Reitz & Shackley, 2012)

<sup>2</sup> Pour les définitions des termes de la colonne *Végétation*, voir Annexe 1

## ▪ Poissons

Les poissons ne constituent plus une classe dans les dernières taxonomies, ni même aucun taxon à proprement parler. Il s'agit en fait de trois classes : les *Chondichthyes* (poissons cartilagineux), les *Osteichthyes* (poissons osseux) et les *Agnatha* (poissons sans mâchoire) (Beden, 1981; Bobe, 1997; Bobe et Eck, 2001; Cooke, 1981; Gentry, 1981; Geraads, 2005; Janis, 1984; Njau, 2006; Reed, 1996; Stewart, 1995; Trapani, 2008; Werdelin et Lewis, 2005). Toutefois, puisque deux dents du catalogue de Shungura sont identifiées comme *Pisces* (poisson), on ne peut en déterminer la classe. Ainsi, pour cette raison, le terme *poisson* sera employé comme terme regroupant ces trois classes (excluant en fait la classe des agnathes, puisqu'il s'agit de dents).

Parmi les spécimens dont l'identification est plus précise, on retrouve *Hydrocynus* et *Sindacharax*, deux genres qui recherchent l'eau bien oxygénée et en milieu ouvert (Dupré, 1999).

## ▪ Crocodilidés

Les crocodiles sont des prédateurs vivant en milieux humides (berges, rivières, étang) (Stewart, 1995; Trapani, 2008). De même, leur mode de vie nécessite une certaine couverture végétale, car ils traquent leurs proies par embuscade (Njau, 2006). Les *Euthecodon* seraient plus piscivores, et les *Crocodylus* plus carnivores (Njau, 2006).

## ▪ Cercopithécidés

Trois genres de Primates sont identifiés dans la collection du membre A de la Formation Shungura et ils appartiennent tous à la famille des cercopithécidés. *Theropithecus* est associé à la forêt-galerie et *Papio* indique la proximité à l'eau ainsi qu'un milieu ouvert, tandis que *Rhinocolobus* est ubiquiste (Njau, 2006). De manière générale, les cercopithécidés sont associés à la présence d'arbres fruitiers, car leur diète est toujours au moins en partie frugivore (Bobe, 1997). De même, ils sont associés aux arbres puisqu'ils

sont tous arboricoles ou semi-terrestres (Reed, 1996). Pour l'instant, aucun primate n'a été trouvé à Mursi, ce qui découle probablement de la petitesse de l'échantillon (n= 201) (Reed, 1996).

#### ▪ **Carnivores**

Au Plio-Pléistocène en Afrique de l'Est, on retrouve des félidés, des hyénidés, des canidés, des ursidés ainsi que des animaux de plus petite taille tels les mustélidés (loutres, fouines, blaireaux), les herpestidés (mangoustes), les viverridés (genettes, civettes) et les netinidés (une seule espèce : la civette palmiste africaine) (Drapeau et al., 2013). Malgré cette variété, les fossiles de carnivore sont peu nombreux pour cette période et région (Eizirika et Murphyc, 2009; Olive, 2006; Werdelin et Lewis, 2005). Mursi et le membre A de Shungura ne font pas exception. Il convient quand même de souligner que la plus ancienne apparition d'un canidé en Afrique de l'Est au Pliocène est un spécimen de *Vulpes* de la Formation Mursi (Werdelin et Lewis, 2005). Les canidés sont associés aux milieux ouverts, tandis que les autres carnivores ne semblent pas avoir des associations environnementales aussi prédictibles (Werdelin et Lewis, 2005).

#### ▪ **Proboscidiens**

Les Proboscidiens constituent un ordre, dont trois familles se retrouvent à Mursi et dans le membre A de Shungura. Plusieurs spécimens appartiennent à la famille des éléphantidés (*Loxodonta adaurora*, *Elephas recki*). On retrouve aussi au sein des assemblages des spécimens issus de familles dont tous les descendants sont aujourd'hui éteints, soit les gomphothéridés (*Anancus kenyensis*) et les deinotheridés (*Deinotherium bozasi*). Elles sont placées sous une même catégorie dans ce mémoire, car ces familles sont souvent traitées ensemble dans les écrits scientifiques (Werdelin et Lewis, 2005). Les éléphants sont des hypsodontes qui favorisent les milieux ouverts et les lisières des forêts et s'assurent d'avoir accès à l'eau (Beden, 1976, 1981). Quant aux deinotheridés, ils sont plus brachyodontes et se nourrissaient donc de nourriture relativement tendre. On

croit qu'ils habitaient les savanes arborées et étaient omnivores folivores (Bobe, 1997). Les gomphotéridés sont liés à des milieux ouverts, car ils se nourrissent au sol. Ils sont également typiquement retrouvés dans les milieux humides (Beden, 1981; Janis, 1984).

#### ▪ **Rhinocerotidés**

Il y a relativement peu de fossiles de rhinocéros dans les collections Mursi et Shungura, membre A. Les spécimens n'ont pas pu être identifiés à l'espèce dans le membre A de la Formation Shungura. Mais, à Mursi, on retrouve le rhinocéros noir, *Diceros bicornis*, animal solitaire qui se retrouve dans des milieux buissonnants et qui est un *browser* (alimentation tendre). L'autre espèce présente en Afrique de l'Est, le rhinocéros blanc (*Ceratotherium simum*), est plutôt grégaire, favorise les savanes ouvertes et les prairies et est un *grazer* (Ferretti et Croitor, 2001).

#### ▪ **Équidés**

Quant aux équidés, ils ont la capacité de pouvoir se nourrir d'aliments de pauvre qualité et peuvent donc vivre dans une variété de milieux (Geraads, 2005). Ils sont les herbivores dont l'hypsodontie est la plus marquée (Bobe, 1997).

#### ▪ **Bovidés**

Les bovidés, généralement très nombreux dans les assemblages africains préhistoriques, ont beaucoup été étudiés, car l'abondance relative des genres et espèces de cette famille constitue un moyen bien établi de détecter les changements environnementaux (Janis, 1984). Les bovidés de la tribu *Tragelaphini* (ex. : koudou, éland) sont associés aux régions boisées (Bobe, 1997; Werdelin et Lewis, 2005). Ils se retrouvent à Mursi (*Tragelaphus sp.* et *T. kyaloae*) et dans le membre A de Shungura (*Tragelaphus sp.* et *T. gaudryi*). Les *Aepyverotini* (ex. : impala) sont associées à une région de transition entre

les régions boisées et les prairies. Ils recherchent la proximité des cours d'eau et sont brachyodontes, leur morphologie dentaire traduit une alimentation à base de feuillage (Bobe et Eck, 2001). On en retrouve parmi les spécimens du membre A de la Formation Shungura (*A. shungurae*) et de la Formation Mursi (*Aepyceros sp.*). Il y a quelques *Bovini* (ex. : buffle africain) à Shungura (A). Ceux-ci peuvent habiter une variété de milieux, de la savane aux forêts, mais doivent être près d'un cours d'eau (Bobe et Eck, 2001; Gentry, 1981).

#### ▪ Giraffidés

On retrouve quelques spécimens de la famille des girafes dans les deux assemblages. Ces animaux brachyodontes vivent dans des milieux relativement ouverts, mais où le feuillage est suffisant (Bobe et Eck, 2001).

#### ▪ Hippopotamidés

*Hippopotamus protamphibius*, descendant de l'hippopotame africain actuel, vit en milieu lacustre ou fluviatile et se nourrit dans les prairies. (Bobe, 1997; Janis, 1984). Le catalogue de faune de Shungura utilise la terminologie *Hexaprotodon protamphibius*, mais une révision taxonomique a démontré que ces spécimens devaient plutôt être attribués au genre *Hippopotamus* (Reed, 1996).

#### ▪ Suidés

Les suidés sont généralement ubiquistes. Leur histoire phylogénétique est complexe et détaillée (Boisserie, 2005). Ainsi, leur intérêt est plus biostratigraphique que paléoécologique (Bobe, 1997). Parmi les exceptions, on note *Notochoerus euilus*, qui a une diète mixte et vit dans des milieux buissonnants ou des forêts (Werdelin et Lewis, 2005). De plus, *Kolopochoerus limnetes* préfère les forêts ou les prairies buissonnantes (Cooke, 1981). Ces deux espèces se trouvent parmi les fossiles associés au membre A de Shungura, mais pas à Mursi, où l'on retrouve plutôt des fossiles attribués à

*Nyanzachoerus*, un genre pour lequel les reconstructions paléoenvironnementales ne font actuellement pas consensus (Bobe, 1997).

#### **2.3.4.2 Paléobotanique**

Selon les analyses de bois fossile (*Ekebergia rueppelliana*), il y aurait à Mursi une végétation de prairie et de savane, avec une faible présence de forêt-galerie (Bedaso et al., 2012; Cooke, 1981).

La présence de forêt-galerie se fait plus importante dans les membres inférieurs de la Formation Shungura, mais on y trouverait également des milieux de savane avec des arbrisseaux. La saisonnalité y serait marquée, tout comme les oscillations de température journalières (Dechamps et Maes, 1981). Les études de restes macrobotaniques du membre A de Shungura indiquent des forêts humides par la présence de fruits (*Antrocaryon micraster*) et de bois (*Garcinia huilensis*) fossiles (Dechamps et Maes, 1981).

#### **2.3.5 Hominines**

Les hominines sont décrits par deMenocal (Bonnefille et Dechamps, 1983; Dechamps et Maes, 1981) comme constituant le taxon le moins utile aux reconstructions paléoenvironnementales à cause de leur rareté, leur pauvre diversité et leurs associations écologiques peu précises.

Aucun spécimen d'hominine n'a été trouvé à l'heure actuelle à la Formation Mursi. Mais, à ce jour, 256 spécimens d'hominines sont trouvés à la Formation Shungura ; ils sont attribués aux taxons *Australopithecus spp.*, *A. boisei* et *A. aethiopicus*, ainsi que *Homo spp.* (2004). Outre une première incisive supérieure gauche attribuée à *Australopithecus sp.* qui se retrouve dans le membre A de la Formation Shungura, les plus anciens trouvés au sein de la vallée de l'Omo proviennent du membre B de la même formation, qui lui est



directement supérieur ainsi que de la formation avoisinante, Usno (Alemseged, 2003; Boisserie et al., 2010; Souron et al., 2012).

## **2.4 Conclusion : portrait du paléoenvironnement**

Selon la faune des Formations Mursi et Shungura (membre A uniquement), chacune de ces régions était ouverte, mais boisée. En outre, la présence d'animaux aquatiques, au mode de vie amphibien, ou qui dépendent de l'eau atteste de la présence de points d'eau dans les deux localités (tableau 2.1). Mais, il importe de demeurer prudent lors de l'association d'animaux à un type de milieu, les reconstructions paléoenvironnementales découlant toujours de l'abondance relative de différents taxons, et non uniquement de la simple présence ou absence d'un animal en particulier (Alemseged, 2003; Reed, 1997).

Quant aux autres méthodes (palynologie, isotopes, paléosols, analogies avec la flore actuelle), elles démontrent généralement un milieu humide et pluvieux, mais assez chaud, tant pour la Formation Mursi que pour le membre A de la Formation Shungura. En outre, les milieux sont arborés, tout en demeurant largement ouverts. Les saisons semblent plus contrastantes à Mursi. La présence de forêt-galerie est beaucoup mieux attestée dans le membre A de la Formation Shungura, notamment par la présence de cercopithécidés et de fruits qui dénotent la présence d'arbres fruitiers typiques de tels milieux. On serait donc en présence de milieux en mosaïque, tant pour Mursi que pour Shungura. Aussi, dans les deux cas, l'association à l'eau est attestée par l'analyse des sédiments, d'ailleurs semblables pour ces deux dépôts fossilifères.

## Chapitre 3: Matériel & méthodes

### 3.1 Description du matériel d'étude

Les deux collections étudiées dans ce mémoire, soit la faune de la Formation Mursi et celle du membre A de la formation Shungura, sont entreposées au musée national d'Addis-Abeba, dans la capitale éthiopienne. L'étude des collections et la collecte de données a été effectuée sur place en août 2012. Les catalogues qui font état des spécimens recensés pour chacune des formations de l'Omo ont été consultés. Les bases de données comportant les identifications anatomiques et taxonomiques utilisées pour cette étude ont été complétées par de nombreux chercheurs et au cours de plusieurs années. Certains spécimens ont été expédiés à l'étranger et d'autres sont introuvables, ce qui induit une première perte d'information.

La collection Mursi contient environ 272 spécimens de fossiles fauniques, mais seuls 201 d'entre eux ont pu être inspectés pour cette analyse. Par exemple, le répertoire atteste de la présence de quelques tortues, mais aucune n'a pu être étudiée dans le cadre de cette étude.

Le membre A de la Formation Shungura contient 453 spécimens, mais seulement 300 étaient disponibles à l'étude. Il convient de ne noter qu'aucun équidé et aucune tortue (*Chelonia spp.*) collectés au sein de ce membre n'était entreposé au musée national d'Addis-Abeba. Ces spécimens n'ont donc pas pu être étudiés dans le cadre de ce mémoire.

La représentation faunique et squelettique des collections formées des spécimens disponibles au musée national d'Addis-Abeba est présentée dans le Chapitre 4 (*Résultats*). Les données brutes sont mises en annexe (Annexes 3 et 4).

## **3.2 Méthode**

### **3.1.1 Méthodes d'observation**

Pour étudier la surface des spécimens, on utilise tout simplement l'observation directe, accompagnée d'une loupe à grossissement 20x (dans certains articles, 5x, 10x, ou 30x) (Reed et Rector, 2007). Les observations ont été faites à lumière rasante, avec les stores fermés pour assurer une certaine constance.

Les observations ont été notées dans un fichier excel (Annexe 2).

### **3.2.2 Méthode de quantification fauniques et squelettiques**

Les méthodes de quantification fauniques et squelettiques utilisées sont l'*indice de diversité taxonomique*, le *nombre de restes*, le *nombre minimal d'individus*, ainsi que les *groupes de Voorhies*.

L'indice de diversité taxonomique correspond simplement au nombre de taxons déterminés (que ce soit une espèce, un genre, une famille, ou un ordre) (ex.: Domínguez-Rodrigo et al., 2009; Fabre, 2010; Hagemann, 2010; Su, 2005; Thompson, 2011).

Le nombre de restes (NR) correspond simplement au nombre d'ossements et de dents de la collection qui se retrouvent au musée national d'Addis-Abeba. Le NR comprend à la fois les restes identifiés et non identifiés.

Le nombre minimal d'individus (NMI) est une évaluation du nombre minimal d'individus identifiés à un taxon dans un assemblage, en se basant sur l'élément anatomique le plus abondant. Lors du décompte des spécimens, la latéralité est prise en compte, ainsi que la maturité (adulte ou sous-adulte). Établir le nombre minimal d'individus est important, car tous les animaux n'ont pas un même nombre d'os. Cette méthode permet de contourner ce

problème en évitant qu'un animal dont le squelette est composé d'un plus grand nombre d'ossements soit surreprésenté.

Les *groupes de Voorhies* permettent de classifier les éléments anatomiques des mammifères de plus de 10 kg en fonction de leur susceptibilité à subir un transport hydraulique (Lyman, 2008). Cette méthode quantitative repose sur le principe que des éléments dont le poids est plus léger par rapport à leur volume ont tendance à être plus déplacés par le courant de l'eau, tandis que les éléments dont le poids est plus élevé par rapport à leur volume sont moins déplacés (Tableau 3.I) (Behrensmeyer, 1975; Voorhies, 1969). La représentation relative de ces groupes permet d'identifier un assemblage ayant subi un transport fluvial, ainsi que le débit du cours d'eau en question (Lyman, 2008).

**Tableau 3.I. Éléments squelettiques selon leur groupe de Voorhies et l'interprétation qui leur est associée (Behrensmeyer, 1975; Boaz et Behrensmeyer, 1976)**

Groupe de Voorhies	Élément squelettique	Interprétation
I	Côte, vertèbre, sacrum, sternum	Transport immédiat, même si le courant est faible. L'élément flotte ou rebondit sur le fond
I/II	Scapula, ulna, phalange, carpe, tarse	Intermédiaire entre les groupes I et II
II	Fémur, tibia, humérus, métapode, radius	Transport graduel, restent au fond
II/III	Crâne, mandibule, dents, chevilles osseuses	Matériel résiduel (restent en place)
NT	Indéterminé, maxillaire, fibula, autre	Non applicable

### 3.1.2 Méthode principale : évaluation de la taphonomie

D'abord, la surface de chaque spécimen est inspectée pour l'un des types de trace taphonomique, puis codée en fonction de stades d'intensité prédéfinis tirés des écrits scientifiques et ce, pour chacun des agents taphonomiques étudiés. Les données sont donc évaluées sur une échelle ordinale, c'est-à-dire que les stades suivent un ordre *naturel*. Comme Behrensmeyer l'explique au moment de définir les stades du *weathering* : « (...) stages impose arbitrary divisions upon what was observed to be a continuous spectrum » (modifié à partir de Lyman, 1994b; Voorhies, 1969). Le choix d'utiliser des stades a donc été fait dans le but de maximiser la comparabilité des données et de créer une certaine standardisation dans l'évaluation des traces. Ainsi, les descriptions des stades de chacun des agents proviennent toutes de sources scientifiques différentes. Lorsque les écrits scientifiques ne proposent aucune description par stades d'intensité pour un agent, les traces ont été notées sur une échelle binaire (présence/absence). C'est le cas, par exemple, de l'action des termites. L'action des termites et les traces qu'elles produisent ont été décrites (Behrensmeyer, 1978, pp. 152-153), mais aucun auteur n'a, pour l'instant, proposé de manière plus formelle d'en catégoriser l'intensité. Les agents mesurés et les stades qui y sont associés sont présentés dans le tableau 3.2.

Douze agents sont mesurés. Sept sont liés à des actions mécaniques (piétinement, abrasion, morphologie du bris), dont quatre sont dus à des animaux (carnivore, herbivore, rongeur, insecte). Trois agents sont principalement chimiques (combustion, digestion, dissolution) et deux sont mixtes (racines et météorisation). Les stades utilisés pour évaluer chacun des agents sont présentés dans le Tableau 3.II, suivi de courtes explications quant à la définition des stades ainsi qu'un commentaire critique sur la méthode, s'il y a lieu. Les données brutes sont présentées en annexe (3 et 4).

**Tableau 3.II. Résumé des stades de chacun des agents**

Agent	Source principale	Stades										
Abrasion	(Backwell et al., 2012; Fejfar et Kaiser, 2005; Kaiser, 2000)	0. Absence		1. Légère		2. Modérée		3. Forte				
Animaux-Carnassiers	(Fiorillo, 1988)	0. Absence		1a. Perforation		1b. Fosse		1c. Entaille		1d. Sillon		
Animaux-Herbivores	(Binford, 1981, 1984)	0. Absence		1. Superficielles		2. Multiples			3. Fourche			
Animaux-Insectes	-	0. Absence					1. Présence					
Animaux-Rongeurs	(Cáceres et al., 2011)	0. Absence			1. Superficielles			2. Modérée		3. Profondes		
Fracturation	(Assefa, 2002)	0. Os complet	1a.Colonne	1b.Dents de scie	1c. Déclin	1d. Perp. irrégulier	1e. Perp. lisse	1f. Spirale	1g. Irrégulière			
Piétinement	-	0. Absence					1. Présence					
Combustion	(Shipman, 1981)	0. Aucune				1. Carbonisé			2. Calciné			
Dissolution	-	0. Absence					1. Présence					
Météorisation	(Brain, 1981)	0. Absence		1. Très légère		2. Légère		3. Modérée		4. Élevée		5. Extrême.
Digestion	(Behrensmeyer, 1978)	0. Aucune		1. Très légère		2. Légère		3. Modérée		4. Élevée		5. Extrême
Vermiculation	-	0. Absence					1. Présence					
Anthropique	-	0. Absence					1. Présence					

### ***3.1.1.1 Agents naturels d'origine physique***

#### **3.1.1.1.1 Abrasion**

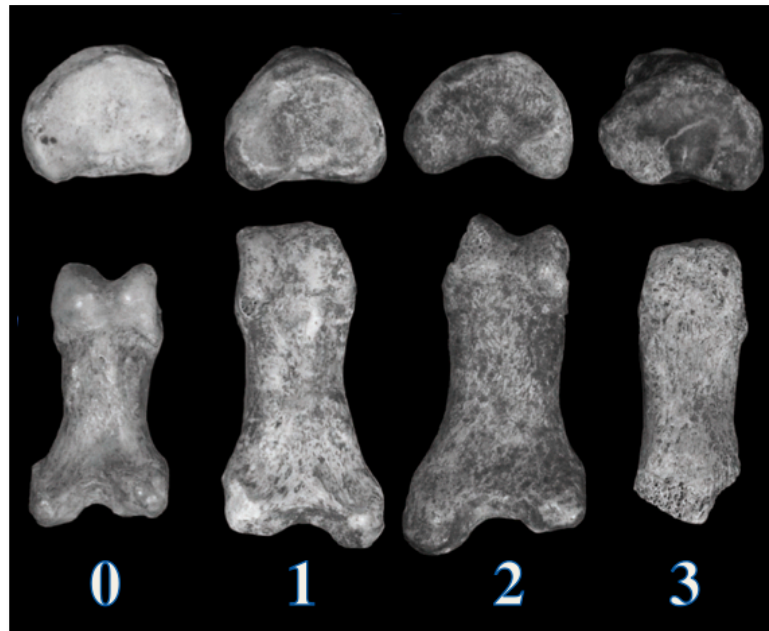
Hunt (Andrews, 1990) propose d'utiliser des stades de 0 (peu d'abrasion) à 3 (abrasion maximale), alors que Coombs et Coombs (1978) évaluent cet agent sur une échelle de 1 (aucune abrasion) à 5 (forte abrasion). Une autre démarche consiste à décomposer le phénomène en deux facteurs, soit l'arrondissement et le polissage (1997). Cependant, pour ce mémoire elle sera mesurée en quatre niveaux (Cáceres, 2002, lu dans; Cáceres et al., 2012) (Figure) :

##### **0. Absence**

**1. Légère** : le rebord ou le bris est encore tranchant

**2. Modérée** : le rebord ou le bris est arrondi

**3. Forte**: les rebords et les bris sont très arrondis, on peut observer l'absence d'os de surface.



**Figure 3.1. Stades d'abrasion sur des phalanges d'*Ursus spelaeus* (Fiorillo, 1988)**

#### 3.1.1.1.2 Animaux

##### 3.1.1.1.2.1 Carnassiers

Il est évident par les écrits scientifiques que la classification des traces laissées par les carnivores présente plusieurs défis (modifié à partir de Delaunois et al., 2012, p. 8). En effet, puisque les traces sont multiples, une solution serait de noter séparément chacun des phénomènes. Cependant, il est difficile de déterminer clairement si un os a été mordu ou simplement mâchouillé superficiellement. Il en va de même pour la quantité de marques. La quantité de marques laissées par une seule morsure peut différer. En outre, certains ont proposé de noter le pourcentage de la surface affecté par les carnivores (Lyman, 1994b; Pobiner, 2008; Williams, 2003).

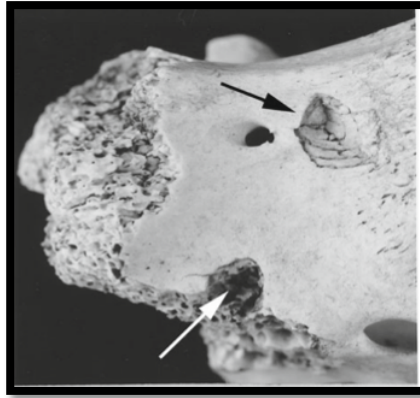
Devant tant de possibilités, il a été décidé de simplement noter la présence ou l'absence de l'action des carnivores, puis d'y ajouter un commentaire descriptif. Il s'agit d'une solution passe-partout, permettant des réajustements *a posteriori*. Les quatre types de traces de dent définies par Binford sont utilisés (Lyman, 2008), tous déclinés comme un type de présence. Le stade 0 est ajouté pour les cas où il n'y a aucune trace de l'action des carnivores.

**0. Absence :** Aucun carnassier n'est entré en contact avec cet élément squelettique, ou il n'en porte pas de trace.

**1a. Perforation** (*puncture*) (Figure 3.1): « (...) empreintes en creux, plus ou moins circulaires, dues à la pression de la dent » (1981, 1984; pour les traductions françaises: Guérin et Faure, 2002). Elles pénètrent profondément ou complètement dans un os (Guérin et Faure, 2002, p. 879). Les perforations sont de forme circulaire, ovale ou polygonale (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). Elles ont une longueur de moins de quatre fois leur largeur ainsi qu'une morphologie de cône inversé ovoïde (Pobiner, 2008). Les perforations sont souvent localisées sur les os formés d'os trabéculaires



recouvert d'une fine couche d'os corticale, soit les épiphyses, les métaphyses (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012; Landt, 2007) ainsi que les côtes et les vertèbres (Haynes, 1980, 1983).



**Figure 3.1. Perforations de carnassiers (Landt, 2007)**

**1b. Fosse (Pit)** (Figure 3.2): « (...) séries d'empreintes voisines toutes semblables dues à la mastication répétée de la même portion osseuse » (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012, p. 198). Elles surviennent lorsque l'os cortical résiste (il n'est pas perforé) et sont donc relativement superficielles. Ainsi, elles se situent souvent sur les portions du spécimen où l'os cortical est plus épais, comme sur les diaphyses des os longs (Guérin et Faure, 2002, p. 879). Généralement de forme ovoïde, elles peuvent aussi avoir une forme irrégulière (Landt, 2007).

**1c. Entaille (Score)** (Figure 3.2): « (...) stries qui suivent plus ou moins le contour de la pièce, dues à l'action répétée des canines et des carnassières » (Landt, 2007). Plusieurs de ces traces, mais pas la totalité, ont un contour lisse (Guérin et Faure, 2002, p. 879). Elles varient en orientation et en longueur et sont largement dépendantes de l'os sur lequel l'animal agit (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). Il s'agit d'une empreinte linéaire, elle a donc une longueur au moins quatre fois supérieure à sa largeur (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). De même, elle est arrondie lorsqu'observée en coupe transversale (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012).

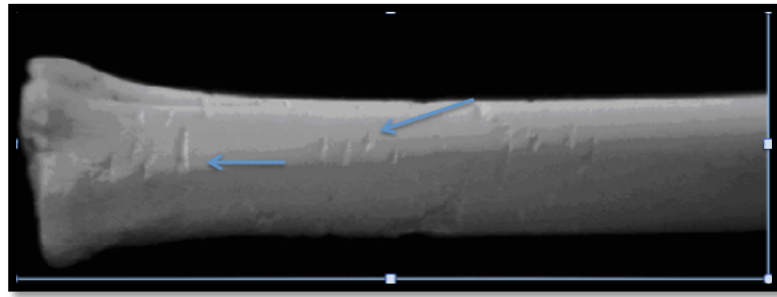


Figure 3.2. Entailles et fosses sur un métapode de gazelle faites par un lion (Landt, 2007)

**1d. Sillon** (*Furrow*) (Figure 3.3): « (...) sillons dans le tissu spongieux dus à l'action répétée des canines et des carnassières » (modifié de Pobiner, 2008, p. 375). Il s'agit d'empreintes linéaires et superficielles s'imprimant sur l'os spongieux.

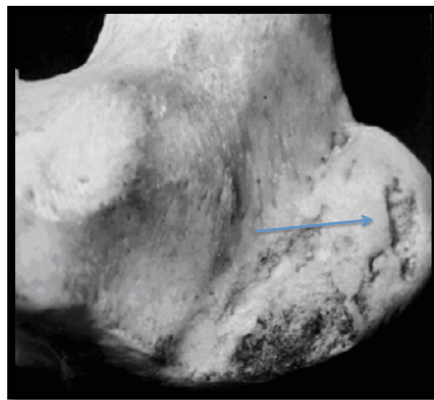


Figure 3.3. Sillons sur la partie distale d'un fémur de zèbre, créés par un lion (Guérin et Faure, 2002, p. 879)

#### 3.1.1.1.2.2 Herbivores

Les stades s'étendent de 0 à 3, l'extrême donnant à l'os la forme de fourche bien particulière (modifié de Pobiner, 2008, p. 375) (Figu):

**0. Absence :** Aucun herbivore n'est entré en contact avec cet élément squelettique, ou il n'a pas créé de trace.

**1. Superficielles :** Rainures superficielles, à texture rugueuse, concentrées, surimposées et localisées sur les épiphyses et transversales à l'axe principal de l'os. La partie centrale de l'os demeure intacte ou presque. Les rebords sont irréguliers.

**2. Rainures multiples :** Les rainures individuelles sont difficiles à distinguer. On observe une usure et des bris de la surface corticale aux épiphyses dues aux mouvements répétés à la surface, ce qui a pour effet d'exposer l'os spongieux. La partie centrale de l'os peut demeurer intacte ou présenter des rainures.

**3. Fourche :** La surface de la partie touchée est irrégulière et semble rugueuse. Les rainures individuelles sont difficiles à distinguer. Les épiphyses ont été enlevées et il est évident qu'il manque une partie du tissu spongieux, ce qui donne la forme de fourche. Les rebords sont arrondis et polis. La partie centrale de l'os peut avoir une texture rugueuse et présenter des rainures.

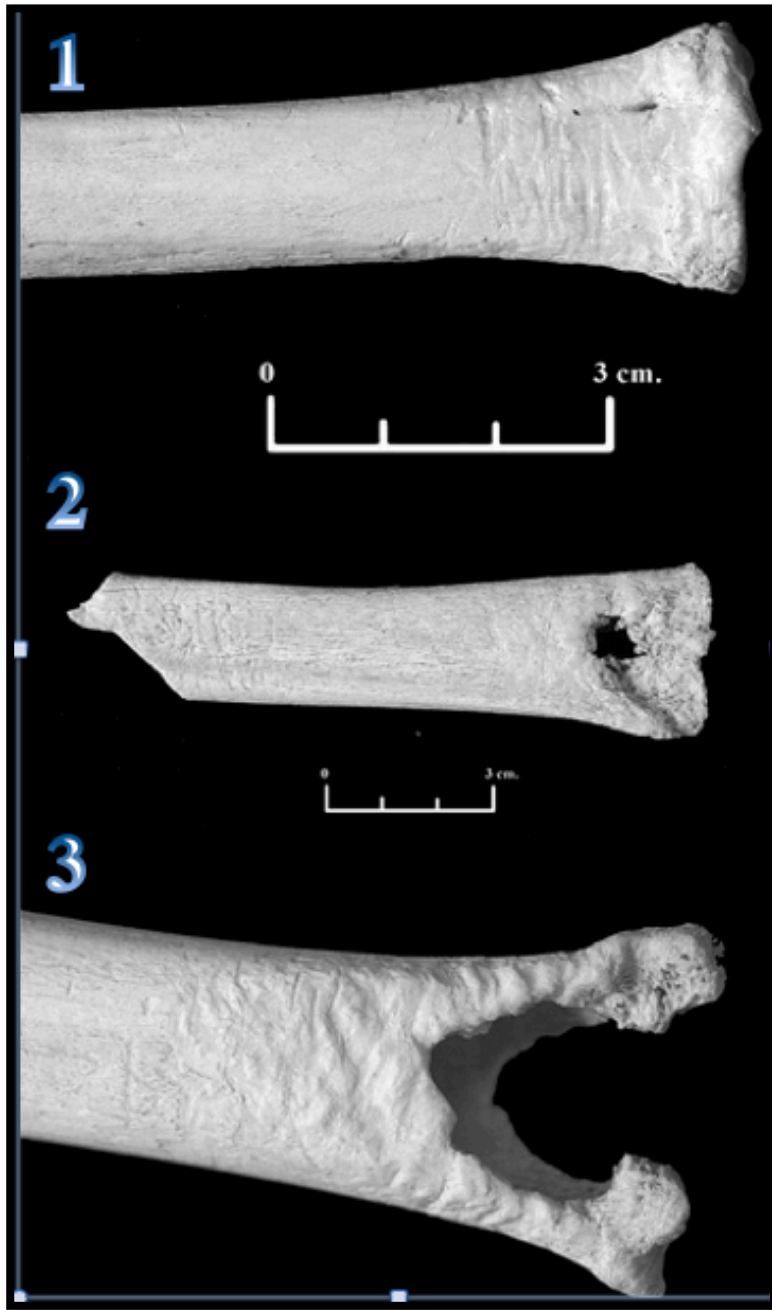


Figure 3.4. Stades d'action des herbivores sur des métapodes (Cáceres et al., 2011)

#### 3.1.1.1.2.3 Insectes

Cet agent est mesuré comme présent ou absent, faute d'articles proposant une évaluation par stages.

**0. Absence** : Aucun insecte n'est entré en contact avec cet os, ou l'os n'en porte pas de trace.

**1. Présence** : Trace en étoile, ou tunnel creusé dans l'os.

#### 3.1.1.1.2.4 Rongeurs

À cause de nombreux restes associés aux rongeurs au site de Porc-Epic, Assefa (modifié à partir de Cáceres et al., 2011, p. 2769) développe les stades suivants, auxquels la catégorie 0 a été ajoutée. Cependant, il convient de mentionner que ces stades sont liés à la taille du rongeur, et non à l'intensité de l'action comme telle.

**0. Absence** : Aucun rongeur n'est entré en contact avec ce spécimen, ou celui-ci n'en porte pas de trace.

**1. Superficielles** : Elles sont créées par des rongeurs de petite taille, comme le néotome des Appalaches (*Neotoma floridana*), une espèce de la famille des muridés.

**2. Modérées** : Elles sont créées par des rongeurs de taille moyenne, par exemple le rat-taupe africain (*Cryptomys hottentotus*)

**3. Profondes** : Elles sont créées par des rongeurs de grande taille, comme le porc-épic du Cap (*Hystrix africae australis*).

#### 3.1.1.1.3 Fracturation (morphologie du bris)

Plusieurs méthodes permettent d'évaluer la morphologie du bris des os longs (2002). Notamment, la méthode de Villa et Mahieu (Davis, 1985; Johnson, 1985; Marshall, 1989) permet de classer les spécimens selon une variété de facteurs : angle de la fracture, forme de la fracture, rebord de la fracture et circonférence de la diaphyse.

La méthode de Shipman et ses collaborateurs (1991), plus simple, a été retenue. Cependant, comme elle inclue les types de bris causés exclusivement par les carnivores, elle a été modifiée pour éviter que les agents ne se recoupent trop. En effet, une modification due à un carnivore serait donc enregistrée dans cette catégorie et décrite en ces termes (entailles, esquilles, etc.). La méthode de Shipman ne peut être appliquée qu'à des os ayant une circonférence complète au moins aux trois quarts. Les types de bris observables sont les suivants (1981) (Figure 3.4):

**A. En colonne** : qui suit l'axe longitudinal de l'os

**B. En dents de scie** : contours irréguliers en pics

**C. En déclin** : empreinte dans la diaphyse de l'os

**D. Perpendiculaire irrégulière** : en angle droit avec l'axe long de l'os (Shipman et al., 1981).

**E. Perpendiculaire lisse** : en angle droit avec l'axe long de l'os. Ces fractures sont typiques des bris postfossilisation (Gifford-Gonzalez, 1989).

**F. En spirale** : courbé et de morphologie plus ou moins hélicoïdale

**G. Irrégulière** (ex. : bris sur un condyle articulaire). Pour éviter qu'un même spécimen soit classifié dans plusieurs catégories, ce stade n'est employé que s'il s'agit du seul type de bris sur l'os. Sinon, la morphologie du bris de la diaphyse est privilégiée.

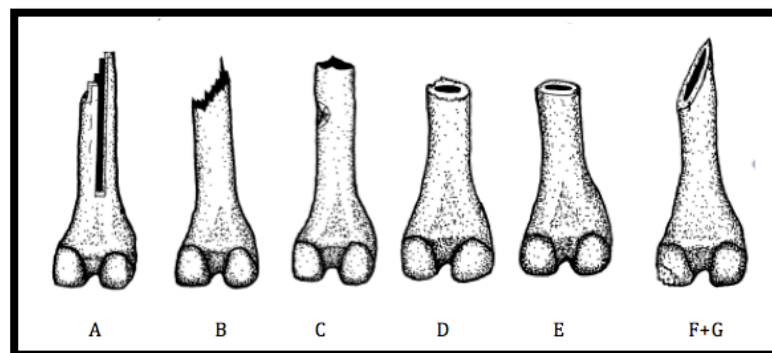


Figure 3.4. Différentes morphologies de bris (Shipman, 1981)

#### 3.1.1.1.4 Piétinement

Cet agent est mesuré comme présent ou absent, faute d'article proposant une évaluation par stages.

**0. Absence** : Le spécimen n'a pas été piétiné, ou n'en porte pas de trace.

**1. Présence** : Stries parallèles ou anarchiques superficielles souvent multiples

### ***3.1.1.2 Agents naturels d'origine chimique***

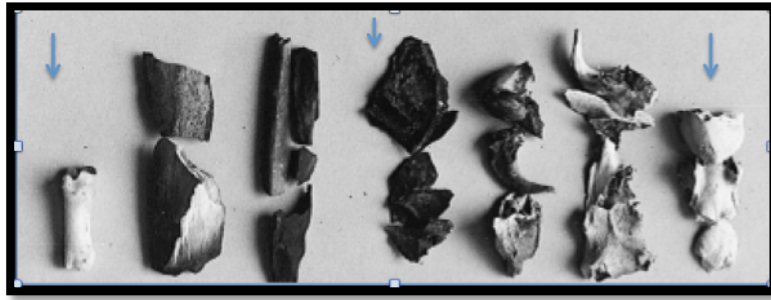
#### 3.1.1.2.1 Combustion

Que ce soit sur un os ou une dent, l'effet de la combustion est évalué en fonction de la couleur, laquelle est directement liée à l'intensité de la chaleur du feu. Il existe plusieurs façons d'évaluer la combustion. Par exemple, Cain (modifié à partir de Shipman et al., 1981, p. 260) l'évalue selon sept stades, en fonction de la couleur, mais aussi de la texture. Pour ce mémoire, la méthode classique, laquelle n'utilise que trois stades principaux, est favorisée (2005) (Figure 3.5):

**0. Aucune brûlure** : l'os est de couleur crème ou beige

**1. Carbonisé** : un os qui est noir, car son collagène est brûlé

**2. Calciné** : un os qui est blanc, car une chaleur continue a oxydé le carbone.



**Figure 3.5 : Certaines méthodes proposent une plus grande variété de nuances. Les stades de Brain (1981) sont pointés par les flèches (Brain, 1981)**

Cette méthode a été sélectionnée pour sa simplicité. Ainsi, s'il advient qu'un spécimen ait plusieurs couleurs, on lui attribuera le stade le plus élevé.

#### 3.1.1.2.2 Dissolution

Cet agent est mesuré comme présent ou absent, faute d'articles proposant une évaluation par stades.

##### **0. Absence**

##### **1. Présence** : Perte de surface d'origine physique ou chimique

#### 3.1.1.2.3 Météorisation

Behrensmeyer définit différents stades de « weathering » dans une étude classique de 1978. La procédure est bien établie : il faut sélectionner le taux maximal de météorisation observable sur une surface supérieure à un centimètre cube . De même, la méthode n'est applicable qu'aux mammifères de plus de 5 kg (Behrensmeyer, 1978; Hagemann, 2010, p. 54). Si elle a été développée sur des os frais, elle s'applique aussi aux restes fossilisés (Behrensmeyer, 1978). Ainsi, on mesure la météorisation comme (Figure 3.6):

##### **0. Absence:** Aucune craquelure, ni d'écaillage.



- 1. Très légère :** Quelques fissures, normalement parallèles aux fibres osseuses. Les surfaces articulaires peuvent démontrer des fissures en mosaïque.
- 2. Légère :** Les couches superficielles d'os présentent de l'écaillage, parfois associé avec des fissures. Les flocons sont toutefois généralement rattachés par un côté ou plus à l'os.
- 3. Modérée :** Certains emplacements localisés ont une texture rugueuse, fibreuse et homogène. Toute la couche externe de l'os a été enlevée, mais les effets de l'intempérisation restent superficiels, soit d'une profondeur de 1 à 1.5 mm. Les fibres de l'os sont toujours attachées les unes aux autres.
- 4. Élevée :** L'os est rugueux et grossièrement fibreux. De petites et grandes esquilles sont observables. L'os peut se désintégrer. On observe les effets de l'intempérisation dans les cavités osseuses. Les fissures sont ouvertes et ont un rebord irrégulier ou arrondi.
- 5. Extrême :** L'os se désintègre et présente de larges esquilles détachées. Il est fragile et peut être brisé s'il est déplacé. Il est parfois difficile de distinguer la forme originale de l'os. L'os spongieux est exposé.

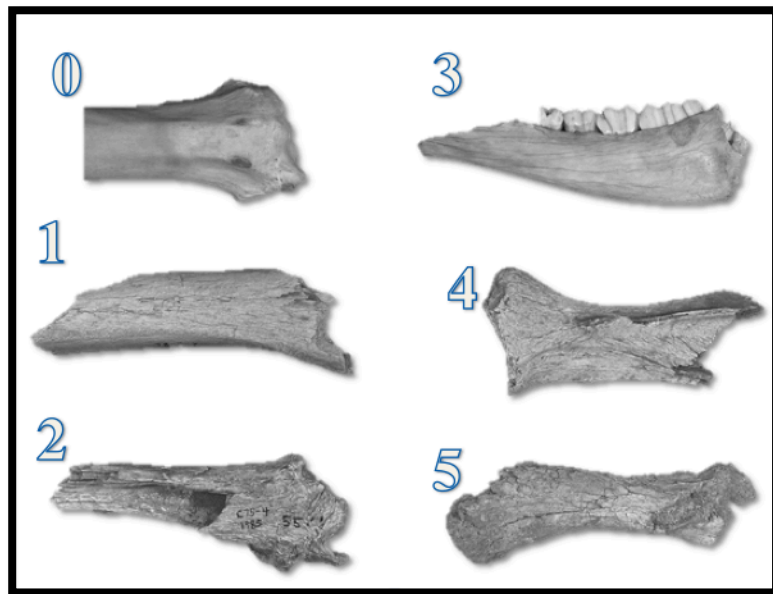


Figure 3.6: Stades d'intempérisation (Hagemann, 2010)

### 3.1.1.3 Agents naturels d'origine mixte physique et chimique

#### 3.1.1.3.1 Digestion

Les stades de digestion, combinant les informations de plusieurs chercheurs, vont comme suit (modifié à partir de Behrensmeyer et Miller, 2012, p. 73) :

**0. Absence**

**1. Très légère :** Une pénétration légère de l'émail ou de l'os cortical.

**2. Légère :** Une pénétration un peu plus en profondeur de l'émail ou de l'os. L'émail peut être complètement absent sur les pointes des incisives. L'os peut subir un rétrécissement.

**3. Modérée :** Perte complète de l'émail et une certaine perte en surface de la dentine. Réduction de taille de l'os et grande pénétration de l'os cortical.

**4. Élevée :** Destruction extrême de l'émail et de la dentine. Taille très réduite de l'os.

**5. Extrême :** Les rebords exposés sont arrondis, surtout lorsque l'os long est fracturé. L'émail peut être complètement enlevé.

#### 3.1.1.3.2 Vermiculation

Il existe une méthode de quantification de ces traces utilisant le système SIG (Andrews, 1990; Fernandez-Jalvo et Andrews, 1992; Kolska Horwitz, 1990; Matthews, 2002). Cependant, à cause de la complexité de cette méthode, pour ce mémoire, elle est mesurée comme présente ou absente, comme le propose Behrensmeyer (Mottershead et al., 2003), et mis en pratique par Bar-Oz et Dayan (1991).

**0. Absence**

**1. Présence :** Traces dendritiques superficielles ou légers renflements

#### **3.1.1.4 Agents anthropiques**

Ce type de trace n'est pas anticipé étant donné l'âge de la formation géologique Mursi et celui de la couche A de la formation Shungura, qui précède dans les deux cas de plusieurs centaines de milliers d'années les traces possibles les plus anciennes.

##### **0. Absence**

**1. Présence :** Étant donné l'importance des traces d'origine anthropique en anthropologie, chaque manifestation de cette trace serait décrite en détail (2003).

### **3.2 Traitement des données**

#### **3.2.1 Statistiques descriptives**

Les fossiles des collections Mursi et du membre A de Shungura sont évalués à l'aide des stades présentés précédemment. Ces valeurs seront exprimées sous forme de pourcentage pour chaque assemblage et chaque agent taphonomique.

Les graphiques sont réalisés sur *Microsoft Excel 14.2.5*.

Il est également possible de développer un indice taphonomique à partir des pourcentages obtenus. Celui-ci permet de présenter un portrait global de chacun des assemblages. La formule est la suivante :

Ex. 1: le piétinement est mesuré en deux stades (présent et absent).

S'il est présent, on obtient :  $(1/2-1)=1$

S'il est absent, on obtient :  $(0/2-1)=0$

Ex 2: la météorisation est mesurée en 6 stades (0 à 5).

Si elle est de stade 2, on obtient :  $(2/6-1)=0,4$

Cette formule sert uniquement à présenter un portrait simplifié d'une réalité beaucoup plus complexe. Un indice taphonomique plus important qu'un autre indiquerait que l'assemblage a subi plus fortement l'effet de la taphonomie par rapport à un autre au pourcentage moindre.

Un score de 100% indiquerait que tous les spécimens de l'assemblage ont subi l'effet de chacun des processus taphonomiques à leur stade maximal.

### **3.2.2 Statistiques inférentielles**

Puisque les données sont discrètes (en classe), une comparaison des khi-carrés de Pearson a été faite entre les assemblages pour chacun des agents décrits ci-dessus. Seule la fracturation a été évaluée par permutation, car la petitesse de l'échantillonnage ne permettait pas d'effectuer un test de khi-carré standard. De plus, la corrélation entre les agents pour chaque assemblage étudié a été évaluée à l'aide du tau de Kendall. Car, comme le khi-carré de Pearson, la corrélation de Kendall permet de traiter les données semi-quantitatives (Scherrer, 2007).

Le traitement statistique des données a été opéré avec le logiciel *R64*. Le seuil de signification alpha utilisé était de 5% (0,05).

Les tests statistiques permettront de comparer les assemblages pour chacun des agents, et ce, indépendamment du taxon et de l'élément anatomique. Ce choix découle de la petitesse des deux assemblages. En effet, comme le mentionne Lyman (Ex: McPherron et al., 2010), les fossiles de taille plus restreinte ont un potentiel moins élevé de présenter des traces. On convient donc que, lorsque l'échantillon le permet, il serait important de tenir compte de la conservation différentielle.

## Chapitre 4: Résultats

### 4.1 Méthode de quantification faunique et squelettique

#### 4.1.1 La représentation faunique

La *diversité taxonomique* (NTAXA) est de 16 pour l'assemblage Mursi et de 18 pour l'assemblage de membre A (Shungura). Pour déterminer l'indice de diversité taxonomique, on se base sur la liste de taxons déterminés (tableau 4.1). Étant un peu plus élevé pour le membre A de la Formation Shungura, on comprend que la faune de ce milieu était un peu plus diversifiée.

La compilation du NR et du NMI est présentée par famille, à l'exception des Poissons et des Carnivores.

**Tableau 4.1 : Liste des taxons déterminés dans les assemblages Mursi et Shungura, membre A**

Ordre/famille	Taxon	Fm Mursi	Mbr A, Fm Shun.
Poissons	<i>Hydrocynus sp.</i>	✓	
	<i>Pisces sp.</i>		✓
	<i>Sindacharax sp.</i>	✓	
Crocodilidés	<i>Crocodylus sp.</i>	✓	
	<i>Crocodylus cataphractus</i>		✓
	<i>Euthecodon brumpti</i>		✓
Cercopithécidés	<i>Papio sp.</i>		✓
	<i>Rhinocolobus turkanensis</i>		✓
	<i>Theropithecus sp.</i>		✓
Carnivores	<i>Carnivora sp.</i>	✓	✓
Proboscidiens	<i>Elephas sp.</i>	✓	
	<i>Elephas recki</i>		✓
	<i>Loxodonta adaurora</i>	✓	
	<i>Loxodonta exoptata</i>		✓
	<i>Deinotherium bozasi</i>	✓	✓
	<i>Anancus kenyensis</i>	✓	
Rhinocerotidés	<i>Diceros bicornis</i>	✓	
	<i>Rhinocerotidae sp.</i>		✓
Équidés	<i>Hipparion sp.</i>	✓	
Bovidés	<i>Aepyceros sp.</i>	✓	
	<i>Aepyceros shungurae</i>		✓
	<i>Tragelaphus gaudryi</i>		✓
	<i>Tragelaphus kyaloae</i>	✓	
Giraffidés	<i>Girafidae spp.</i>	✓	
	<i>Giraffa jumae</i>		✓
Hippopotamidés	<i>Hippopotamus protamphibius</i>	✓	✓
Suidés	<i>Kolopochoerus limnestes</i>		✓
	<i>Nothochoerus euilius</i>		✓
	<i>Nyanzachoerus kanamensis</i>		✓
	<i>Nyanzachoerus pattersoni</i>	✓	✓

Le nombre de restes (NR) qui a pu être étudié est de 201 pour l'assemblage de la Formation Mursi. Largement dominé par les suidés (NR= 77 ; 38,30%), les autres familles bien représentées dans cet échantillon sont les éléphantidés et les hippopotamidés (NR= 27 ; 13,43% chacun) (Figure 4.1, Tableau 4.2). On remarque la part importante de taxons aquatiques (Poissons) et au mode de vie amphibiens (hippopotamidés et crocodilidés). De

même, la proportion de suidés (NR= 38,31%) comparativement à celle des bovidés (NR = 7,46%) est étonnante, considérant que ce sont les bovidés qui dominent généralement les assemblages fauniques de même époque en Afrique de l'Est (2008).

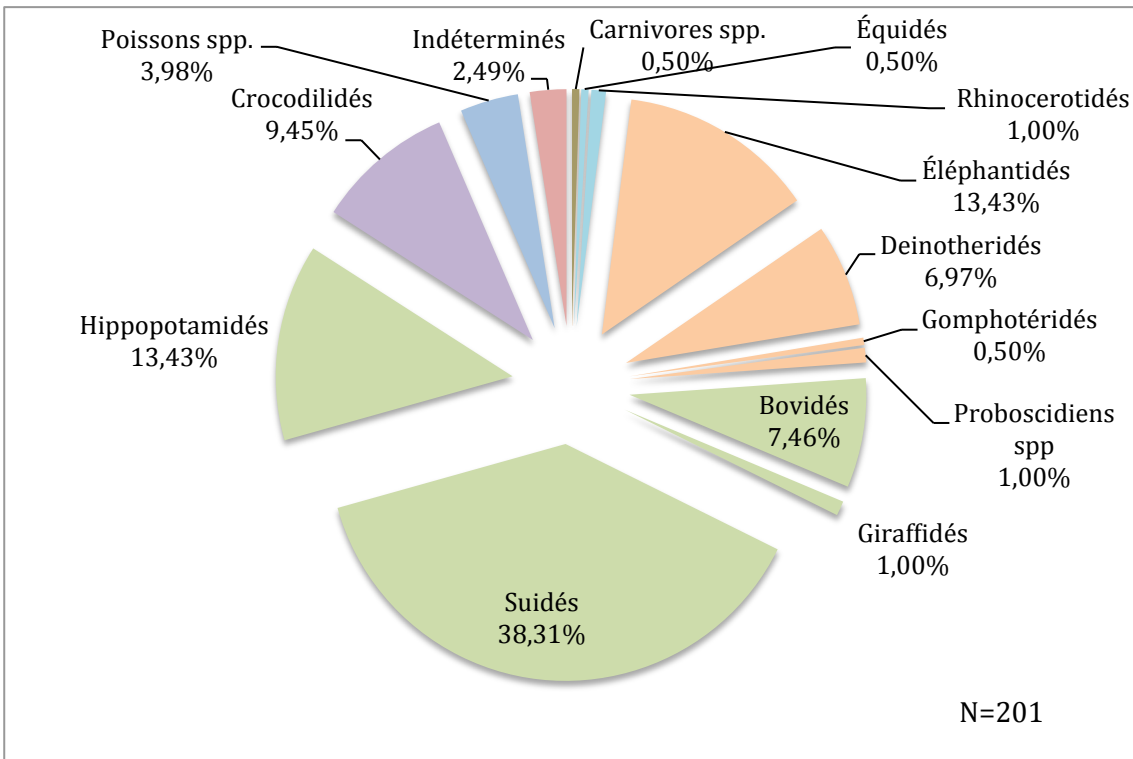


Figure 4.1. Formation Mursi, répartition par famille (NR)<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Chaque famille/ordre se voit attribuer une couleur : le vert correspond aux artiodactyles, le turquoise aux périissodactyles et le orange aux proboscidiens



Le *nombre minimal d'individus* (NMI) total est établi à 29. Selon cette méthode, les suidés dominent l'assemblage, représentant six individus au minimum (NMI = 20,69%), suivi des bovidés, pour lesquels l'assemblage comprend cinq individus (NMI = 17,24%) (Figure 4.1, Tableau 4.2). La différence d'envergure entre ces deux familles lors de l'emploi du NR est donc atténuée avec le changement de méthode de quantification. Cela s'explique par la représentation squelettique : les bovidés sont surtout représentés par des chevilles osseuses. La répétition d'un même élément tend à gonfler l'importance d'un taxon par rapport au reste de l'assemblage.

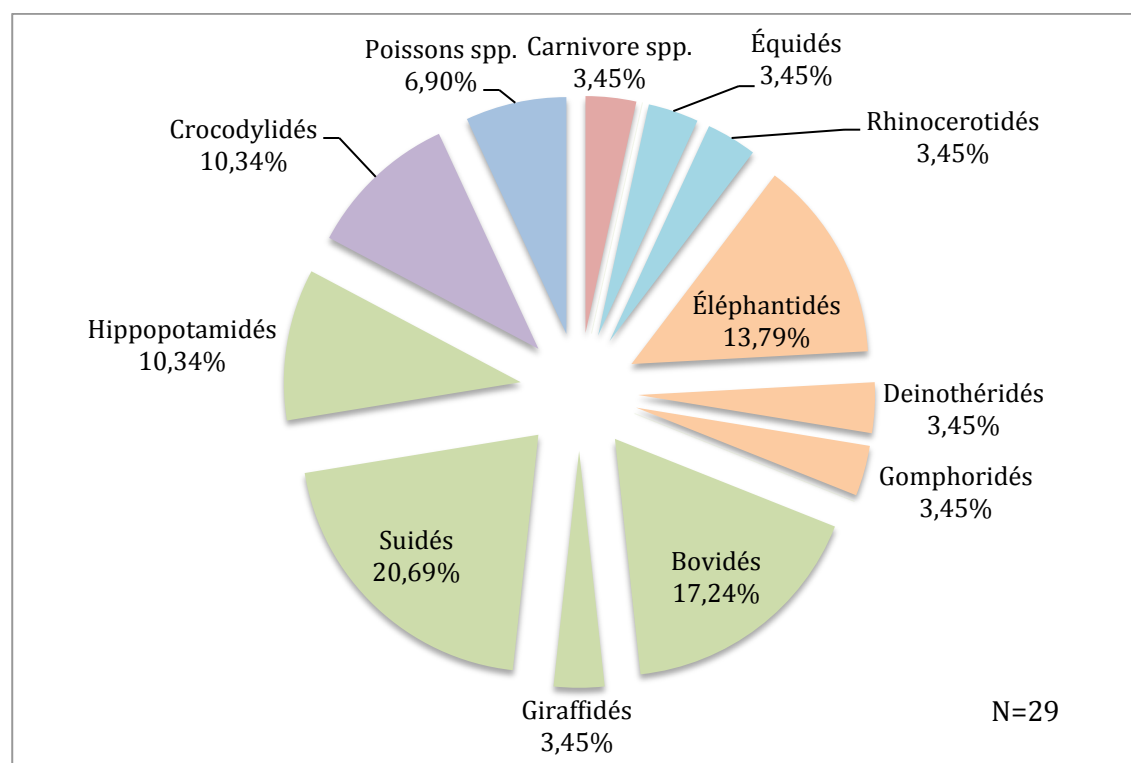


Figure 4.1. Formation Mursi, répartition par famille (NMI)²

Dans le membre A de Shungura, la répartition des espèces en fonction du *nombre de restes* est semblable à celle de Mursi. Là aussi, les suidés sont les plus nombreux (NR = 136 ; 45,33%). Viennent ensuite les hippopotamidés (NR = 73 ; 24,33%) et les bovidés (NR = 36 ; 12,33%)

² Chaque famille/ordre se voit attribuer une couleur : le vert correspond aux artiodactyles, le turquoise aux périssodactyles et le orange au proboscidiens

(Figure 4.2, Tableau 4.2). Comme pour Mursi, les suidés dépassent ici de beaucoup les bovidés. On remarque la présence de cercopithécidés (NR = 17 ; 5,67%), absents à Mursi. De même, on peut remarquer que, lorsque les données sont présentées en fonction du nombre de reste, la proportion d'artiodactyles est plus importante dans le membre A de la Formation Shungura (NR= 83,00%) comparativement à la Formation Mursi (NR= 60,20%).

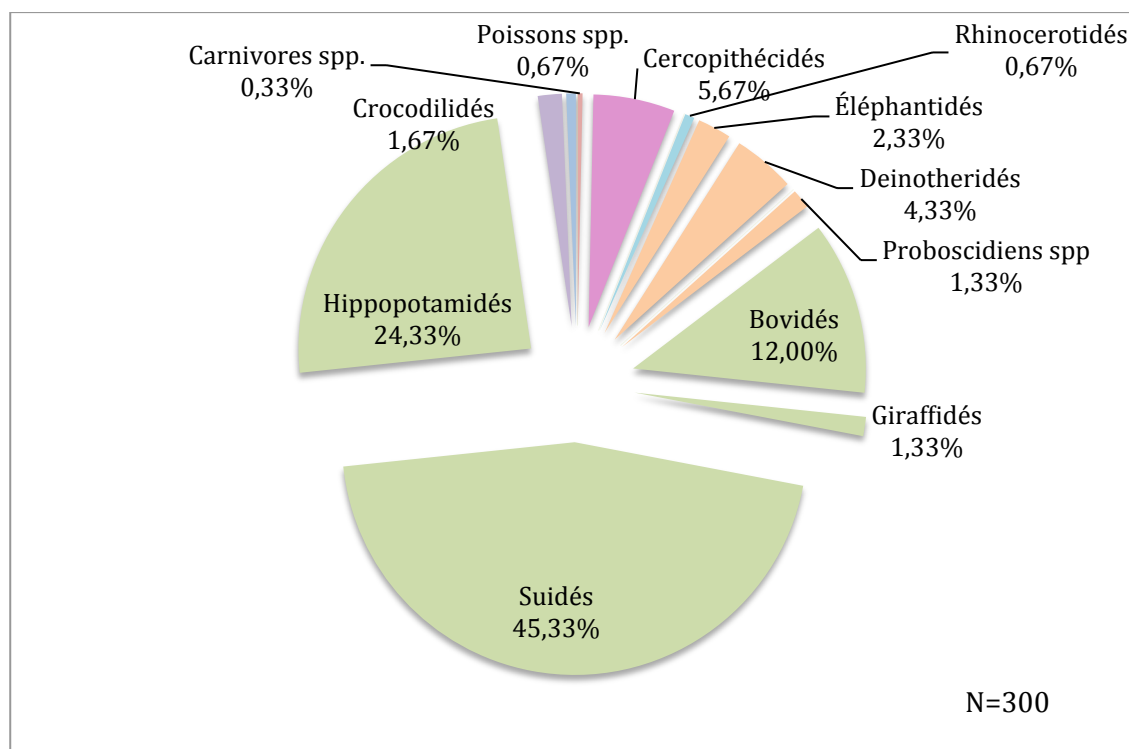
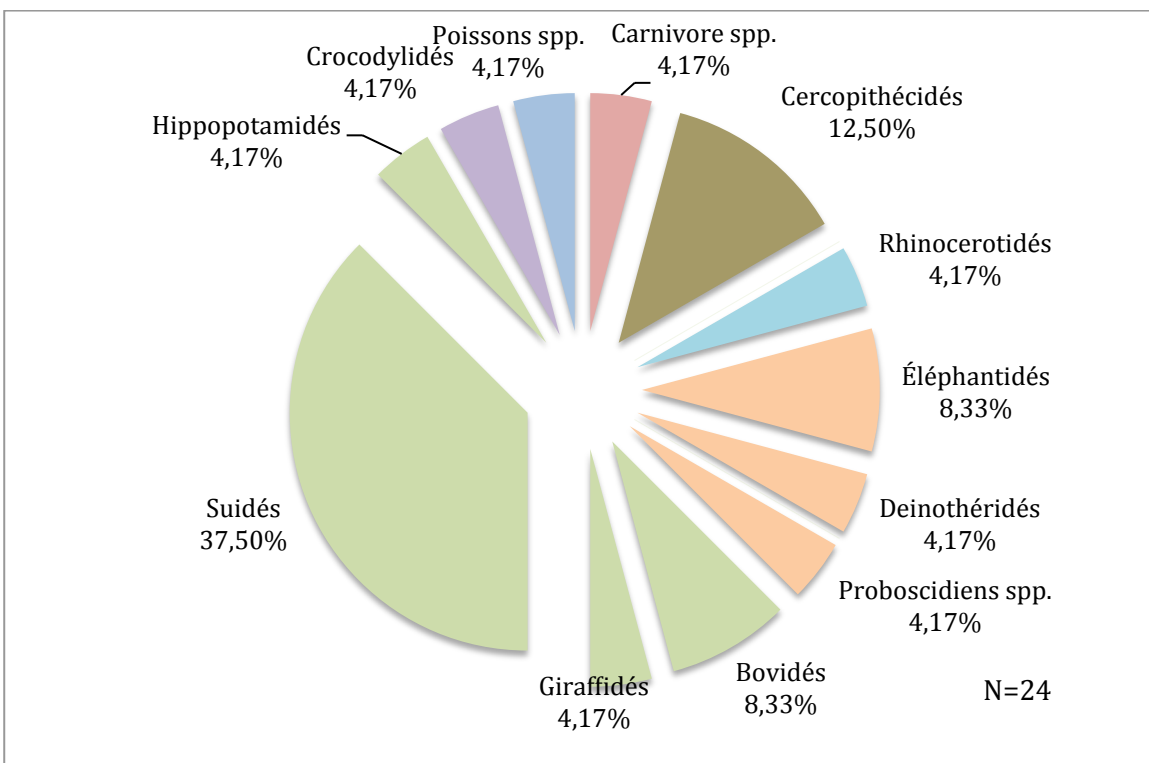


Figure 4.2. Formation Shungura, membre A, répartition par famille (NR)<sup>3</sup>

Dans le membre A de la Formation Shungura, le nombre minimal d'individus est de 24, les suidés (NMI = 37,50%) étant le taxon le plus abondant de l'assemblage, suivi des cercopithécidés (NMI = 12,50%) (Figure 4.4, Tableau 4.2). On remarque que le NMI du membre A de la Formation Shungura est moins élevé qu'à Mursi, malgré un nombre de restes plus imposant. Concrètement, cela signifie que les éléments squelettiques sont plus variés. Le nombre plus élevé de restes pourrait simplement être le résultat d'une collection plus fragmentée.

<sup>3</sup> Chaque famille/ordre se voit attribuer une couleur : le vert correspond aux artiodactyles et le orange au proboscidiens



**Figure 4.3. Formation Shungura, membre A, répartition par famille (NMI)<sup>4</sup>**

<sup>4</sup> Chaque famille/ordre se voit attribuer une couleur : le vert correspond aux artiodactyles et le orange au proboscidiens

**Tableau 4.II. Fréquences absolues et relatives des spécimens des Formation Mursi et Shungura, Membre A en fonction du nombre minimal d'individus (NMI) et du nombre de restes (NR)**

Ordre/famille	Taxon	NR Fm Mursi (%)	NR Mbr A Shungura (%)	NMI Fm Mursi (%)	NMI Mbr A Shungura (%)
<i>Poissons</i>	<i>Poissons spp.</i>	8 (3,98)	2 (0,67)	2 (6,90)	1 (4,17)
<i>Crocodylides</i>	<i>Crocodylides</i>	19 (9,45)	5 (1,67)	3 (10,34)	1 (4,17)
<i>Primates</i>	<i>Cercopithecides</i>	0 (0,00)	17 (5,67)	0 (0,00)	3 (12,50)
<i>Carnivores</i>	<i>Carnivore spp.</i>	1 (0,50)	1 (0,33)	1 (3,45)	1 (4,17)
<i>Proboscidiens</i>	<i>Éléphantides</i>	27 (13,43)	7 (2,33)	4 (13,74)	2 (8,33)
	<i>Deinotheriides</i>	14 (6,97)	13 (4,33)	1 (3,45)	1 (4,17)
	<i>Gomphorides</i>	1 (0,50)	0 (0,00)	1 (3,45)	0 (0,00)
	<i>Proboscidiens spp.</i>	2 (1,00)	4 (1,33)	0 (0,00)	1 (4,17)
<i>Périssodactyles</i>	<i>Équides</i>	1 (0,50)	0 (0,00)	1 (3,45)	0 (0,00)
	<i>Rhinocerotides</i>	2 (1,00)	2 (0,67)	1 (3,45)	1 (4,17)
<i>Artiodactyles</i>	<i>Bovides</i>	15 (7,46)	36 (12,00)	5 (17,24)	2 (8,33)
	<i>Giraffides</i>	2 (1,00)	4 (1,33)	1 (3,45)	1 (4,17)
	<i>Hippopotamides</i>	27 (13,43)	73 (24,33)	3 (10,34)	1 (4,17)
	<i>Suides</i>	77 (38,31)	136 (45,33)	6 (20,69)	9 (37,50)
<i>Indéterminés</i>	<i>Indéterminé</i>	5 (2,49)	0 (0,00)	N/A	N/A
Total		201 (100,00)	300 (100)	29 (100,32)	24 (100,35)

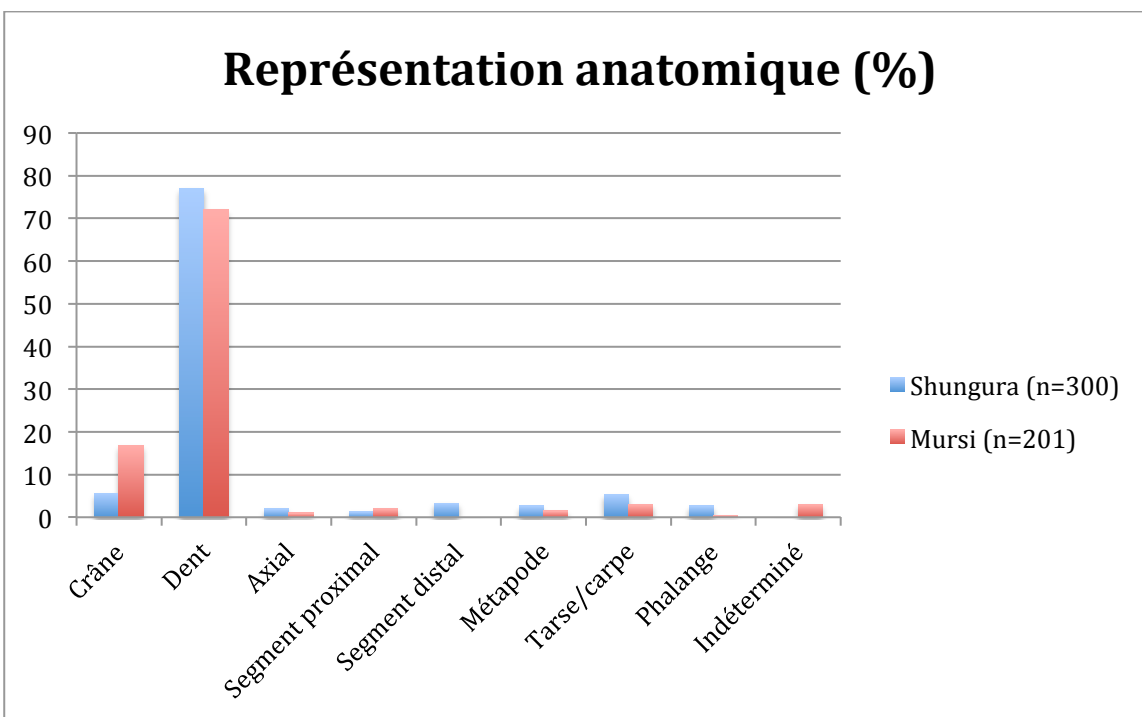
#### **4.1.1 La représentation squelettique**

La représentation squelettique est présentée pour tous les taxons confondus. Cependant, comme il a été expliqué dans le chapitre précédent, les groupes de Voorhies ne concernent que les éléments attribuables aux mammifères de plus de 10 kg (environ le poids d'un chat domestique). Les poissons, crocodilidés et indéterminés en sont donc exclus.

À Mursi et au membre A de Shungura, les dents sont les éléments squelettiques les plus abondants (respectivement 72,14% et 77,00%) (Tableau 4.3, Figure 4.5). La représentation squelettique des assemblages est assez semblable, à l'exception des éléments crâniens, mieux représentés à Mursi. Une prépondérance de dents à Shungura a été interprétée comme découlant d'une origine principalement fluviale des sédiments (Drapeau et al., 2013). Rappelons toutefois que la conservation différentielle favorise le matériel dentaire (Alemseged, 2003).

**Tableau 4.3** Fréquences absolues et relatives des spécimens tous taxons confondus des Formation Mursi et membre A-Shungura en fonction de la représentation squelettique

Segment	n Fm Mursi (%)	n Mbr A Shungura (A) (%)
Crâne	34 (16,92)	7 (5,67)
Dent	145 (72,14)	231 (77,00)
Axial	2 (1,00)	6 (2,00)
Segment proximal des membres	4 (1,99)	4 (1,33)
Segment distal des membres	0 (0,00)	10 (3,33)
Métapode	3 (1,49)	8 (2,67)
Tarse/carpe	6 (2,99)	16 (5,33)
Phalange	1 (0,50)	8 (2,67)
Indéterminé	6 (2,99)	0 (0,00)
Total	201 (100,02)	300 (100)

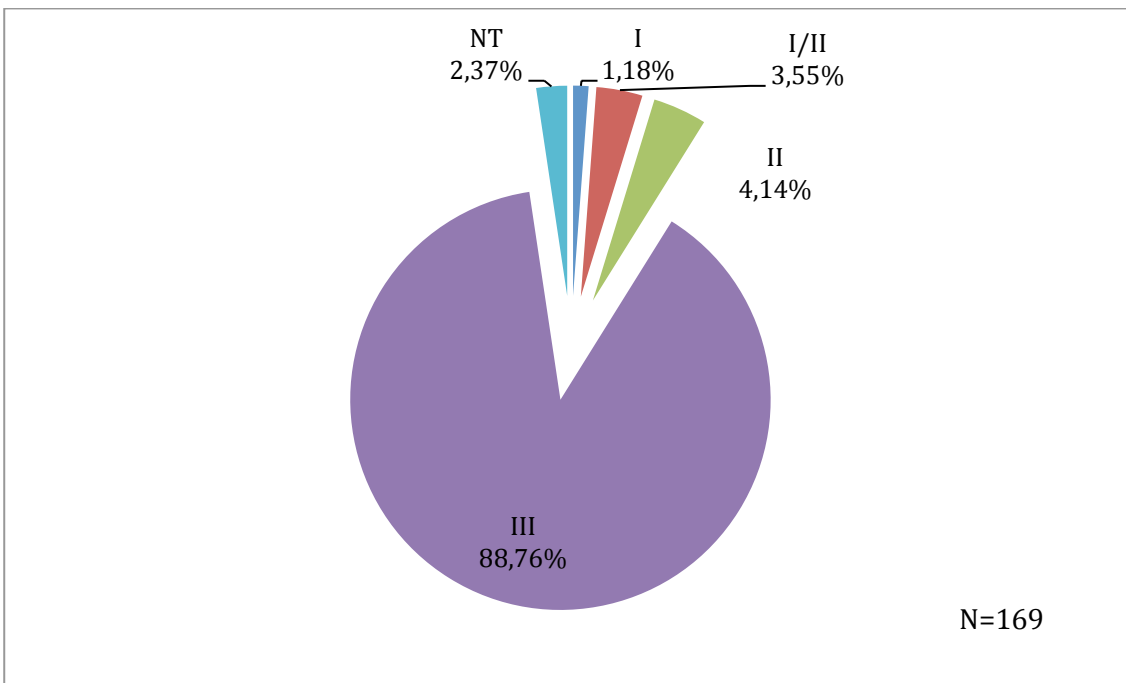


**Figure 4.5. Représentation des éléments squelettiques des assemblages Mursi et Shungura, membre A**

En classant les éléments en fonction du groupe de Voorhies auquel ils appartiennent, on peut constater que la grande majorité de ceux-ci est classée, dans les deux cas, dans le groupe III, soit le matériel crânien et dentaire (Tableau 4.4, Figure 4.6, Figure 4.7). Il s'agit du groupe qui a le moins de chance d'être déplacé par le mouvement de l'eau, même lorsque le courant est fort (Hillson, 2005).

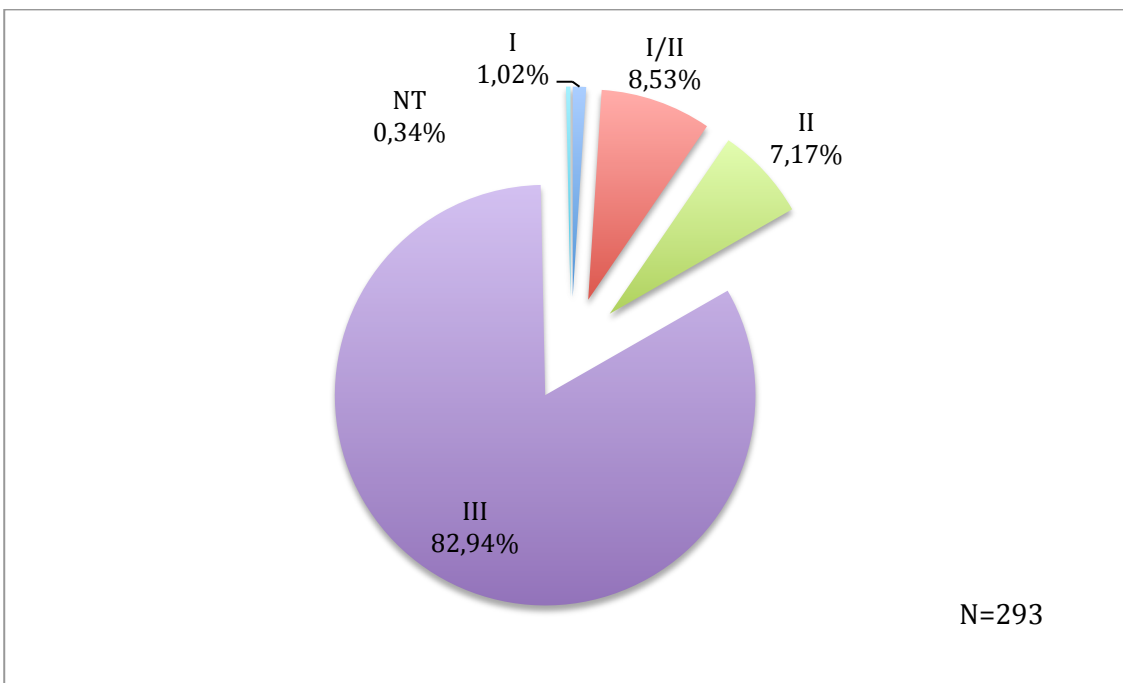
**Tableau 4.4. Répartition des éléments squelettiques de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction du groupe de Voorhies auquel ils appartiennent.**

Groupe de Voorhies	n Fm Mursi (%)	n Mbr A Fm Shungura (%)
I (axial)	2 (1,18)	3 (1,02)
I/II (scapula, ulna, phalange, carpe, tarse)	6 (3,55)	25 (8,53)
II (fémur, tibia, humérus, métapode, radius)	7 (4,14)	21 (7,17)
III (crâne, mandibule, dents, chevilles osseuses)	150 (88,76)	243 (82,94)
NT (indéterminé, maxillaire, fibula, autre)	4 (2,37)	1 (0,34)
Total	169 (100,00)	293 (100,00)



**Figure 4.6. Répartition des éléments squelettiques de l'assemblage de la Formation Mursi selon leur groupe de Voorhies.**





**Figure. 4.7 Répartition des éléments squelettiques de l'assemblage du membre A de la Formation Shungura selon leur groupe de Voorhies.**

L'application de la méthode des groupes de Voorhies nécessite habituellement de séparer les taxons, mais elle exige également un échantillon assez important. Afin de réconcilier ces deux réalités, cette méthode sera appliquée pour les trois taxons dont le nombre de restes est le plus élevé pour chacun des assemblages. Il s'agit des suidés, des hippopotamidés et des éléphantidés pour l'assemblage Mursi (tableau 4.5), ainsi que des suidés, des bovidés et des hippopotamidés pour les spécimens issus du membre A de la Formation Shungura (tableau 4.6).

**Tableau 4.5: Répartition des éléments squelettiques de la Fm Mursi en fonction du groupe de Voorhies auquel ils appartiennent pour les trois taxons dont le NR est le plus important**

Groupe de Voorhies	Suidés (%)	Hippopotamidés (%)	Éléphantidés (%)
I (axial)	2 (2,60)	0 (0,00)	0 (0,00)
I/II (scapula, ulna, phalange, carpe, tarse)	1 (1,30)	1 (3,70)	0 (0,00)
II (fémur, tibia, humérus, métapode, radius)	0 (0,00)	3 (11,11)	0 (0,00)
III (crâne, mandibule, dents, chevilles osseuses)	70 (90,91)	23 (85,19)	27 (100,00)
NT (indéterminé, maxillaire, fibula, autre)	4 (5,19)	0 (0,00)	0 (0,00)
Total	77 (100,00)	27 (100,00)	27 (100,00)

**Tableau 4.6: Répartition des éléments squelettiques du membre A de la Fm Shungura en fonction du groupe de Voorhies auquel ils appartiennent pour les trois taxons dont le NR est le plus important**

Groupe de Voorhies	Suidés (%)	Hippopotamidés (%)	Bovidés (%)
I (axial)	0 (0,00)	1 (1,37)	0 (0,00)
I/II (scapula, ulna, phalange, carpe, tarse)	3 (2,21)	13 (17,81)	8 (22,22)
II (fémur, tibia, humérus, métapode, radius)	3 (2,21)	8 (10,96)	3 (8,33)
III (crâne, mandibule, dents, chevilles osseuses)	130 (95,59)	50 (68,49)	25 (69,44)
NT (indéterminé, maxillaire, fibula, autre)	0 (0,00)	1 (1,37)	0 (0,00)
Total	136 (100,00)	73 (100,00)	36 (100,00)

On peut constater que le groupe III est dominant malgré la séparation par taxon. Ce groupe est particulièrement dominant parmi l'assemblage Mursi, où il compose entre 85,19% et 100% des éléments squelettiques. On remarque la même tendance à Shungura, mais plus modérée, alors que le groupe III représente entre 68,49% et 95,59% des éléments. Dans l'ensemble, donc, l'analyse des groupes de Voorhies par taxon demeure semblable à l'analyse globale.

## 4.2 Méthode principale

Comme expliqué dans le troisième chapitre, les ossements et dents fossilisés des assemblages étudiés ont été gradés en fonction des traces taphonomiques. Les résultats seront présentés par agents dans les sections subséquentes, mais aussi en fonction du taxon. Ces dernières sont résumées dans les tableaux 4.7 et 4.8.

**Tableau 4.7: Nombre d'éléments squelettiques ayant subi chacun des processus taphonomiques, présentés par taxon pour la Formation Mursi**

Ordre/famille	Taxon	Abras (%)	Carniv (%)	Piéti (%)	Vermi (%)	Météo (%)	Dige (%)	Disso (%)
<i>Poissons</i>	<i>Poissons spp.</i>	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (1,27)	1 (0,85)	0 (0,00)	0 (0,00)
<i>Crocodylides</i>	<i>Crocodylides</i>	6 (10,91)	0 (0,00)	3 (10,00)	7 (8,86)	12 (10,26)	0 (0,00)	6 (8,82)
<i>Carnivores</i>	<i>Carnivore spp.</i>	1 (1,82)	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (0,85)	0 (0,00)	1 (1,47)
<i>Proboscidiens</i>	<i>Éléphantidés</i>	6 (10,91)	1 (10,00)	2 (6,67)	10 (12,66)	20 (17,09)	0 (0,00)	17 (25,00)
	<i>Deinotheridés</i>	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	7 (8,86)	11 (9,40)	0 (0,00)	5 (7,35)
	<i>Gomphoridés</i>	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (0,85)	0 (0,00)	1 (1,47)
	<i>Proboscidiens spp.</i>	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	2 (1,71)	0 (0,00)	1 (1,47)
<i>Périssodactyles</i>	<i>Équidés</i>	1 (1,82)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (1,27)	1 (0,85)	0 (0,00)	0 (0,00)
	<i>Rhinocerotidés</i>	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	2 (2,53)	1 (0,85)	0 (0,00)	1 (1,47)
<i>Artiodactyles</i>	<i>Bovidés</i>	7 (12,73)	3 (30,00)	6 (20,00)	8 (10,13)	5 (4,27)	2 (50,00)	7 (10,29)
	<i>Giraffidés</i>	1 (1,82)	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (0,85)	0 (0,00)	0 (0,00)
	<i>Hippopotamidés</i>	7 (12,73)	4 (40,00)	2 (6,67)	10 (12,66)	23 (19,66)	0 (0,00)	10 (14,71)
	<i>Suidés</i>	25 (45,45)	2 (20,00)	16 (53,33)	31 (39,24)	37 (31,62)	0 (0,00)	18 (26,47)
Indéterminés	Indéterminé	1 (1,82)	0 (0,00)	1 (3,33)	2 (2,53)	1 (0,85)	2 (50,00)	1 (1,47)
Total		55 (100,00)	10 (100,00)	30 (100,00)	79 (100,00)	117 (100,00)	2 (100,00)	68 (100,00)

**Tableau 4.8 : Nombre d'éléments squelettiques ayant subi chacun des processus taphonomiques, présentés par taxon pour le membre A de la Formation Shungura**

Ordre/famille	Taxon	Abras (%)	Carniv (%)	Piéti (%)	Vermi (%)	Météo (%)	Diges (%)	Disso (%)
<i>Poissons</i>	<i>Poissons spp.</i>	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (1,12)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (0,77)
<i>Crocodylides</i>	<i>Crocodylides</i>	2 (5,00)	1 (12,50)	1 (4,35)	1 (1,12)	3 (1,88)	0 (0,00)	4 (3,08)
<i>Primates</i>	<i>Cercopithécidés</i>	1 (2,50)	0 (0,00)	0 (0,00)	6 (6,74)	2 (1,25)	0 (0,00)	5 (3,85)
<i>Carnivores</i>	<i>Carnivore spp.</i>	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (0,63)	0 (0,00)	0 (0,00)
<i>Proboscidiens</i>	<i>Éléphantidés</i>	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (1,12)	5 (3,13)	0 (0,00)	4 (3,08)
	<i>Deinothéridés</i>	2 (5,00)	0 (0,00)	2 (8,70)	3 (3,37)	3 (1,88)	0 (0,00)	2 (1,54)
	<i>Proboscidiens spp.</i>	0 (0,00)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (1,12)	3 (1,88)	0 (0,00)	2 (1,54)
<i>Périssodactyles</i>	<i>Rhinocerotidés</i>	1 (2,50)	0 (0,00)	0 (0,00)	1 (1,12)	2 (1,25)	0 (0,00)	1 (0,77)
<i>Artiodactyles</i>	<i>Bovidés</i>	11 (27,50)	1 (12,50)	3 (13,04)	(9 10,11)	21 (13,13)	0 (0,00)	26 (20,00)
	<i>Giraffidés</i>	2 (5,00)	1 (12,50)	0 (0,00)	0 (0,00)	3 (1,88)	0 (0,00)	3 (2,31)
	<i>Hippopotamidés</i>	15 (37,50)	4 (50,00)	3 (13,04)	20 (22,47)	61 (38,13)	1 (100,00)	42 (32,31)
	<i>Suidés</i>	6 (15,00)	1 (12,50)	14 (60,87)	46 (51,69)	56 (35,00)	0 (0,00)	40 (30,77)
Total		40 (100,00)	8 (100,00)	23 (100,00)	89 (100,00)	160 (100,00)	1 (100,00)	130 (100,00)

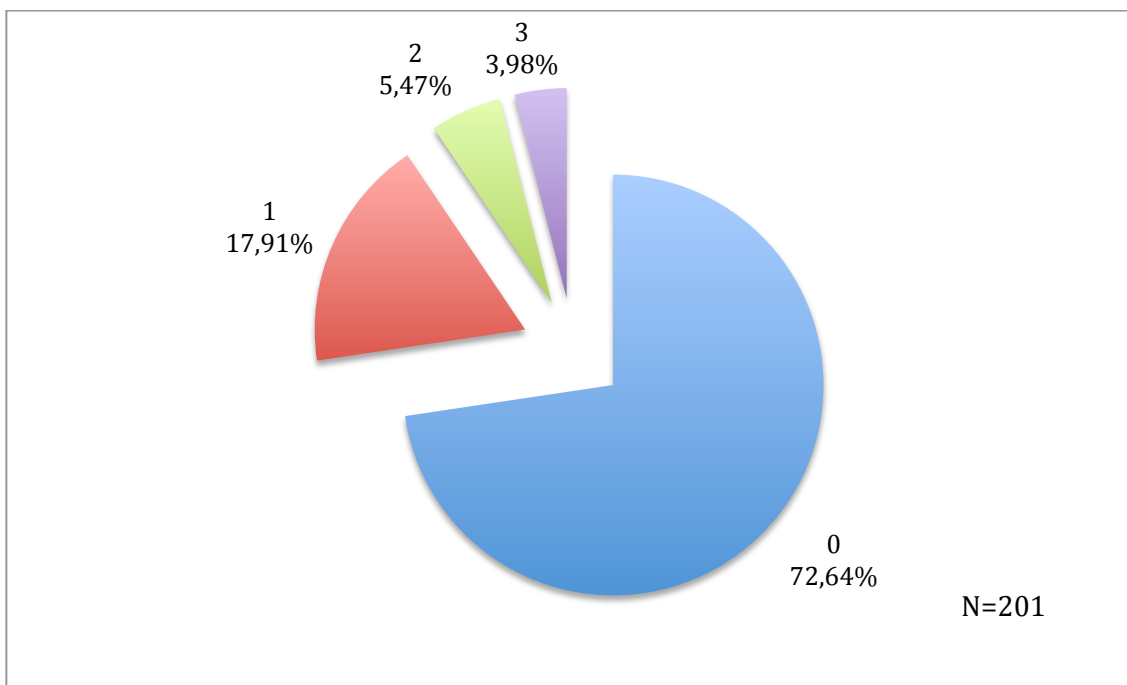
#### 4.1.1 Agents naturels d'origine physique

##### 4.1.1.1 Abrasion

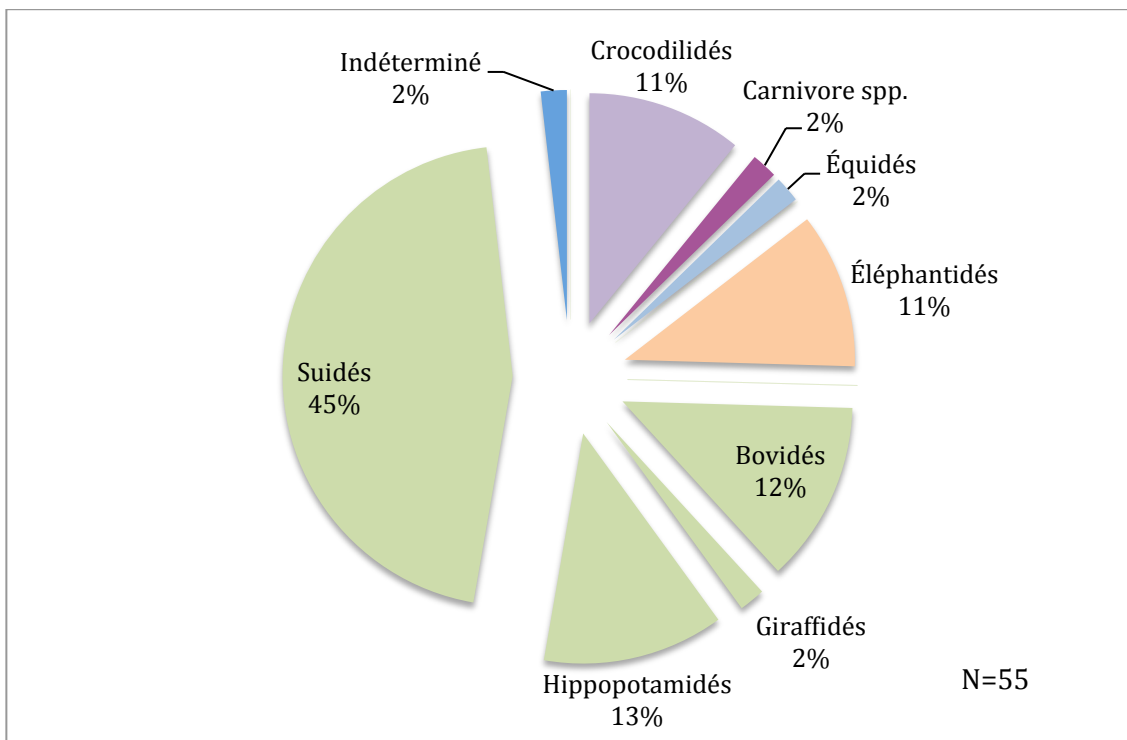
De manière générale, les fossiles sont plus abrasés à Mursi que dans le membre A de Shungura. Le khi-carré de Pearson est significatif statistiquement ( $\chi^2 = 22,0156$  ; avec 3 dl,  $p = 6,47 \times 10^{-5}$ ), ce qui implique que les deux assemblages sont suffisamment différents. Les données en pourcentage permettent également la distinction des deux assemblages, notamment par l'absence de fossiles gradés du stade 3 à Shungura, membre A (tableau 4.9, Figure 4.8, Figure 4.10, Figure 4.12). La distribution par taxon des deux formations sont relativement conforme aux résultats du NR (Figure 4.9, figure 4.11), l'abrasion semble donc affecter les taxons indifféremment.

**Tableau 4.9. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades d'abrasion**

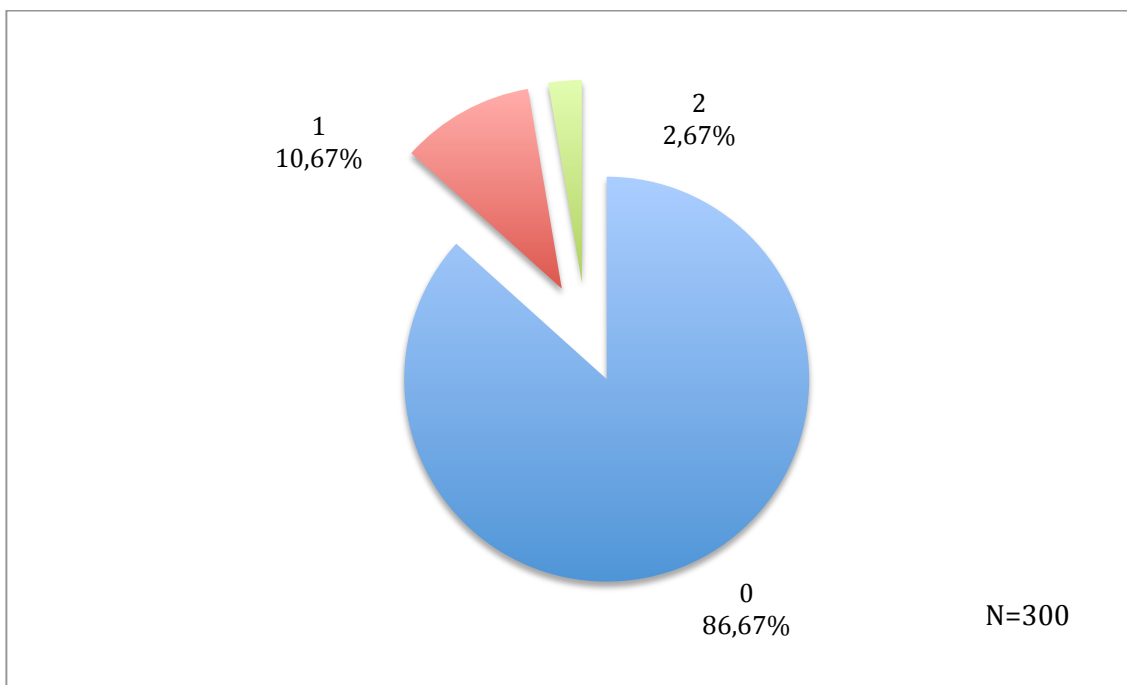
Stades	n Fm Mursi (%)	n Mbr A Fm Shungura (%)
0 (Absence)	146 (72,64)	260 (86,67)
1 (Légère)	36 (17,91)	32 (10,67)
2 (Modérée)	11 (5,47)	8 (2,67)
3 (Forte)	8 (3,98)	0 (0)
total	201 (100)	300 (100.01)



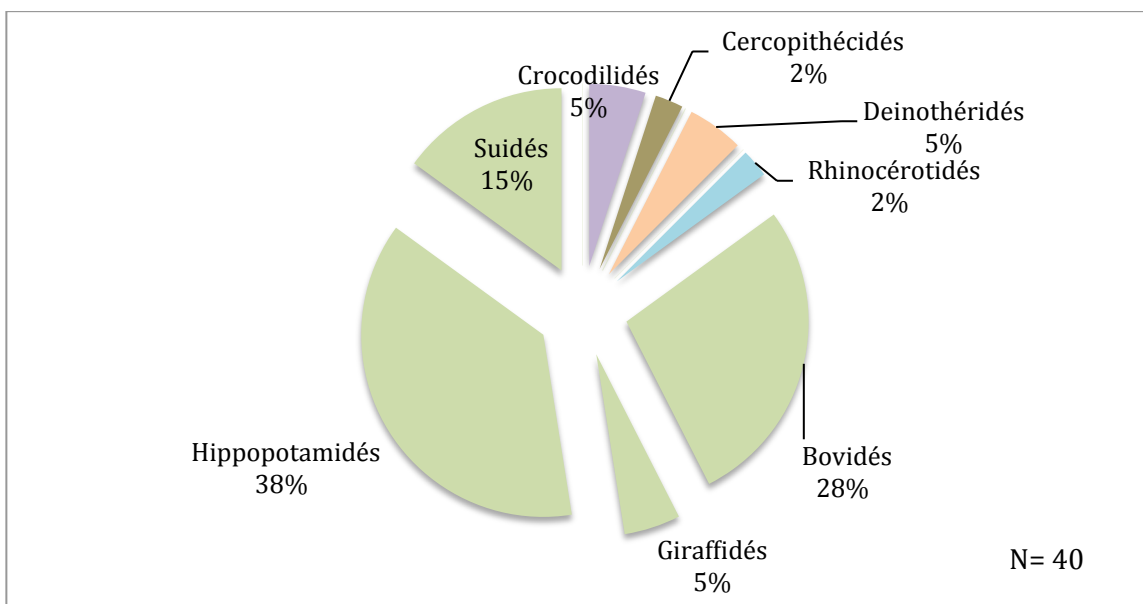
**Figure 4.8. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades d'abrasion (%)**



**Figure 4.9 Formation Mursi, distribution des spécimens abrasés en fonction du taon (%)**



**Figure 4.10.** Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades d'abrasion (%)



**Figure 4.11.** Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens abrasés en fonction du taon (%)





Figure 4.12. Abrasion stade 3, calcanéum gauche de *bovidae* (#y69-2263, coll. Mursi, photo. L. Dumouchel)

Les photographies des autres stades ne sont pas incluses, car l'abrasion à des stades moins avancés est difficilement perceptible sur image.

#### 4.1.1.2 Animaux – Carnassiers

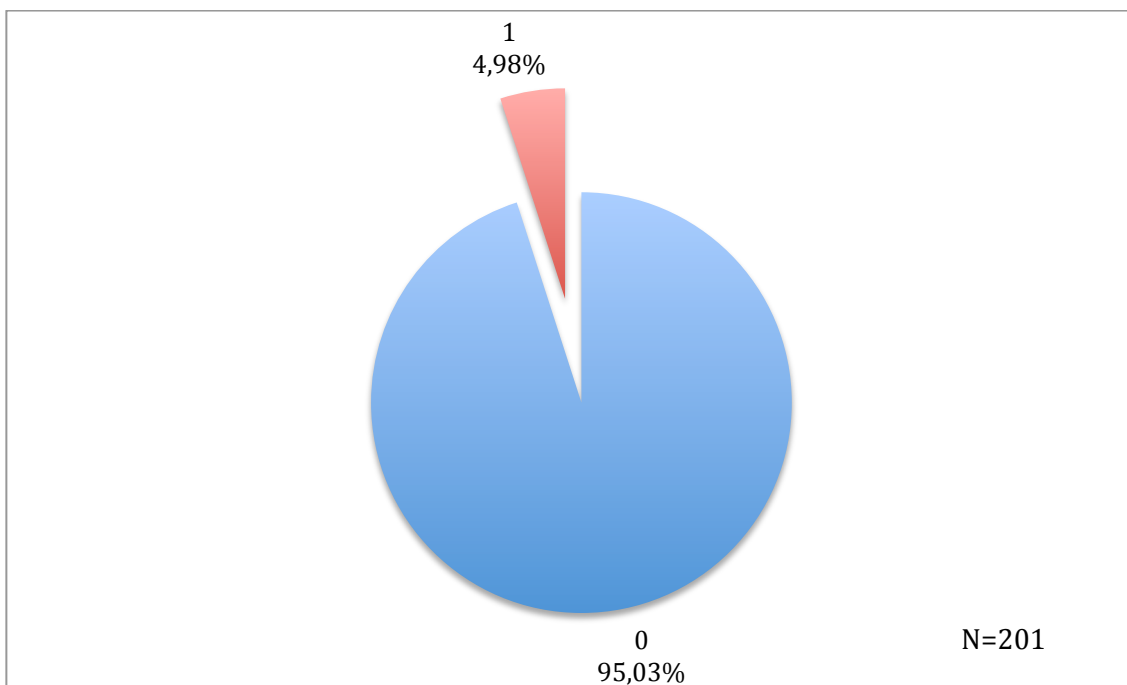
Les deux assemblages démontrent des activités liées aux carnivores sur moins de 5% des spécimens. À cause de ce faible effectif, tous les fossiles ayant subi l'action des carnassiers ont été groupés dans une même catégorie (présence). Les types de trace sont tout de même présentés à titre informatif (tableau 4.10). Le khi-carré de Pearson est non significatif ( $\chi^2 = 1,2452$  ; avec 1 dl,  $p=0,264$ ). Les traces laissées par les carnassiers sont semblables dans les deux assemblages (tableau 4.11, figure 4.13, figure 4.15, figure 4.17). Seuls quatre taxons dans la collection Mursi (figure 4.14) et cinq taxons dans celle du membre A de la Formation Shungura (figure 4.16) portent la signature de carnivores. On peut lier de tels résultats à la petite quantité de spécimens affectés. Il est toutefois intéressant de constater que des spécimens de crocodilidés et d'éléphantidés portent des traces de carnivores. On peut donc proposer que ces redoutables animaux n'aient sans doute pas été chassés par les carnivores eux-mêmes.

**Tableau 4.10. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades d'action des carnassiers**

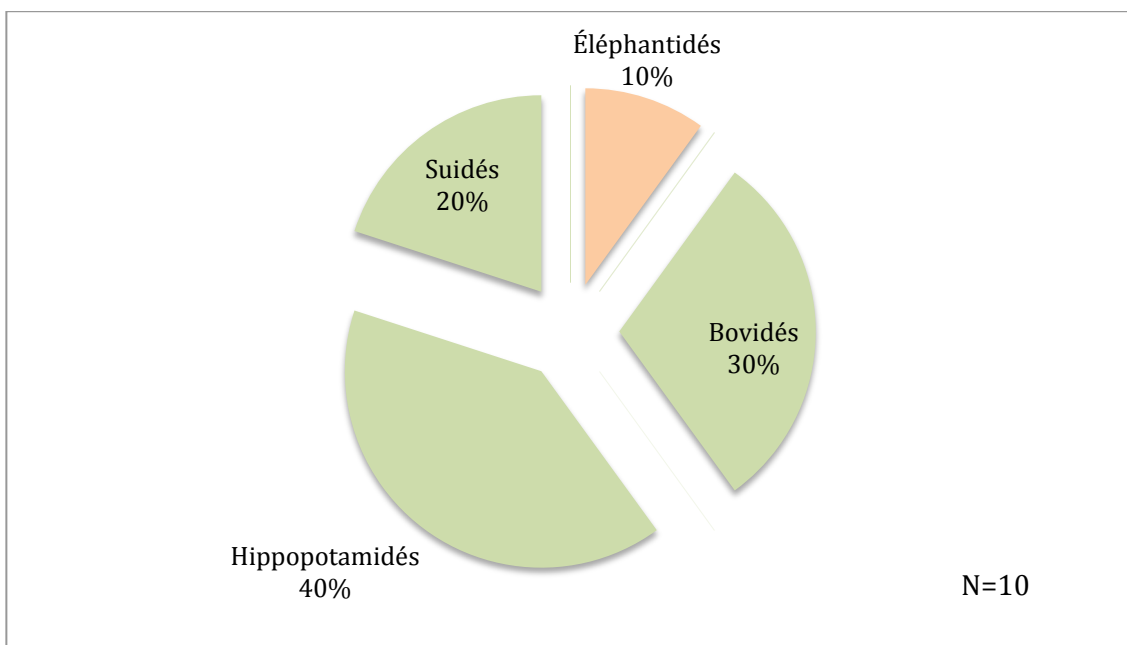
Stades	n Fm Mursi (%)	n mbr A Fm Shungura (%)
0 (Absence)	191 (95,03)	292 (97,33)
1 (Présence)	10 (4,98)	8 (2,67)
total	201 (100,01)	300 (100)

**Tableau 4.11. Fréquences absolues et relatives des spécimens ayant subi l'action des carnivores, classés en fonction du type de trace**

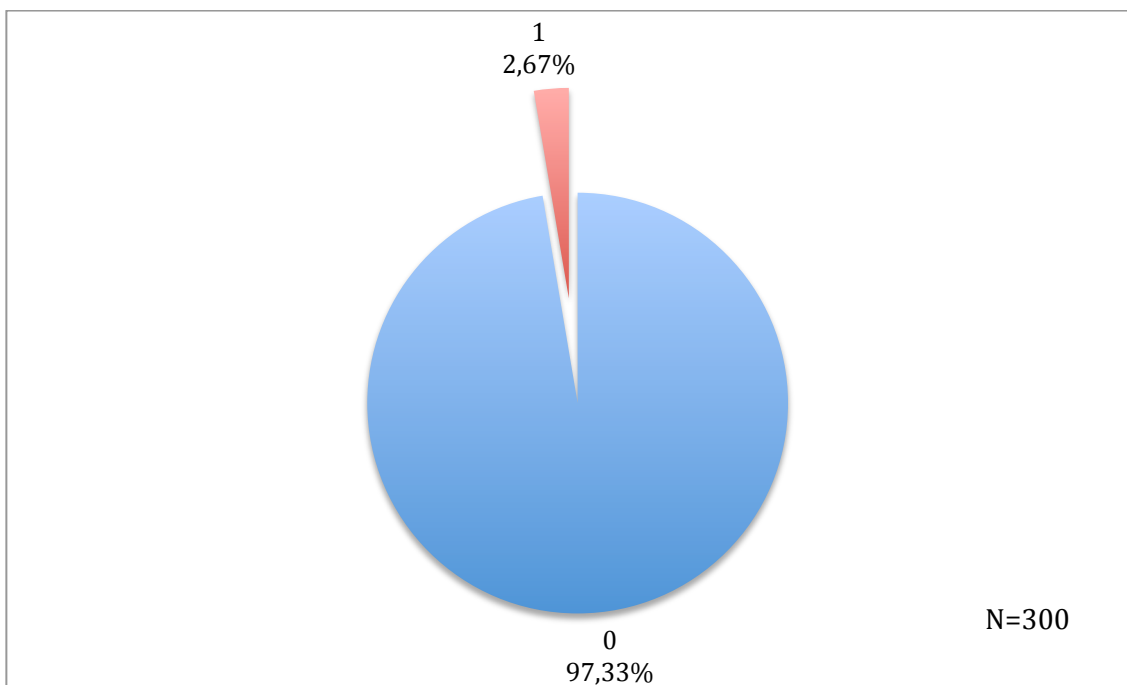
Stades	n Fm Mursi (%)	n mbr A Fm Shungura (%)
1a (Perforation)	4 (40)	2 (25)
1b (Fosse)	3 (30)	3 (37,5)
1a+b (Perforation et Fosse)	2 (20)	3 (37,5)
1a+c (Perforation et Entaille)	1 (10)	0
total	10 (100)	8 (100)



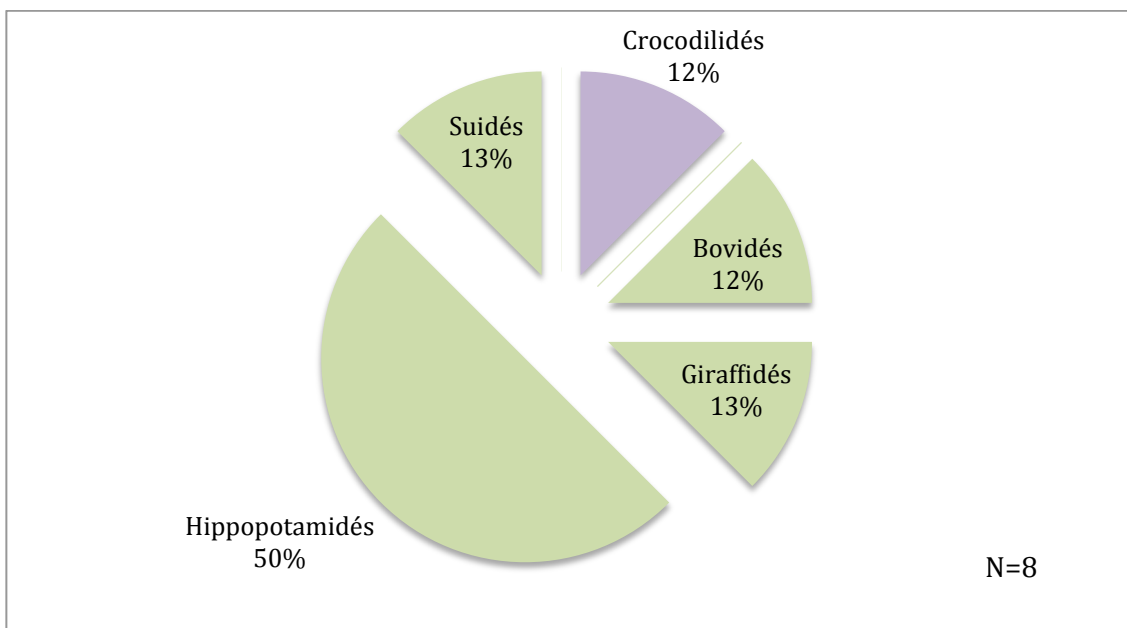
**Figure 4.13.** Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades d'action des carnivores (%)



**Figure 4.14.** Formation Mursi, distribution des spécimens affectés par les carnivores en fonction du taxon (%)



**Figure 4.15.** Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades d'action des carnivores (%)



**Figure 4.16.** Membre A de la Formation Shungura, distribution des spécimens affectés par les carnivores en fonction du taxon (%)



Figure 4.17. Perforations et fosses (indiquées par les flèches), fémur gauche d'*H. protamphibius* (#y-3963, coll. Mursi, photo. L.D.)

#### ***4.1.1.3 Animaux – Herbivores***

Aucune trace d'herbivore n'a été repérée sur les fossiles à l'étude.

#### ***4.1.1.4 Animaux – Insectes***

L'étude n'a permis de relever aucune trace d'insectes au sein des assemblages.

#### ***4.1.1.5 Animaux – Rongeurs***

Aucune trace laissée par les rongeurs n'a été observée

#### 4.1.1.6 Fracture (morphologie du bris)

Puisque cette méthode ne s'applique qu'aux os longs, elle ne concerne qu'un petit nombre de spécimens. Pour cette raison, le test du khi-carré est remplacé par un test par permutation ( $n=9999$ ), test pour lequel il n'y a pas de restriction d'effectif et qui s'interprète de la même manière qu'un khi-carré de Pearson. Le test de khi-carré par permutation s'est révélé non significatif ( $\chi^2 = 5,8333$  ;  $dl = N/A$ ,  $p = 0,671$ ). Les deux assemblages sont similaires pour cet agent (tableau 4.12, figure 4.18, figure 4.19, figure 4.20).

**Tableau 4.12. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de morphologie du bris**

Stades	n Fm Mursi (%)	n Mbr A Fm Shungura (%)
0 (Os complet)	2 (25)	9 (30)
1a (Colonne)	1 (12,5)	2 (6,67)
1b (Dents de scie)	0	2 (6,67)
1c (Déclin)	0	0
1d (Perp. irrégulier)	5 (62,5)	14 (46,67)
1e (Perp. lisse)	0	0
1f (Spirale)	0	0
1g (Irrégulière)	0	3 (10)
Total	8 (100)	30 (100,04)



Figure 4.18. Bris en colonne, métacarpe III droit d'*hipparion* (#y68-3585, coll. Mursi, photo . L.D.).



Figure 4.19. Bris irrégulier, phalange 1 d'*hippopotamus protamphibius* (#omo81-69-3787, coll. Shungura, photo . L.Dumouchel).



Figure 4.20. Bris en dents de scie (os de droite), métatarse de bovidé, partie distale (#omo81-70-205, coll. Shungura, photo. L.D.)

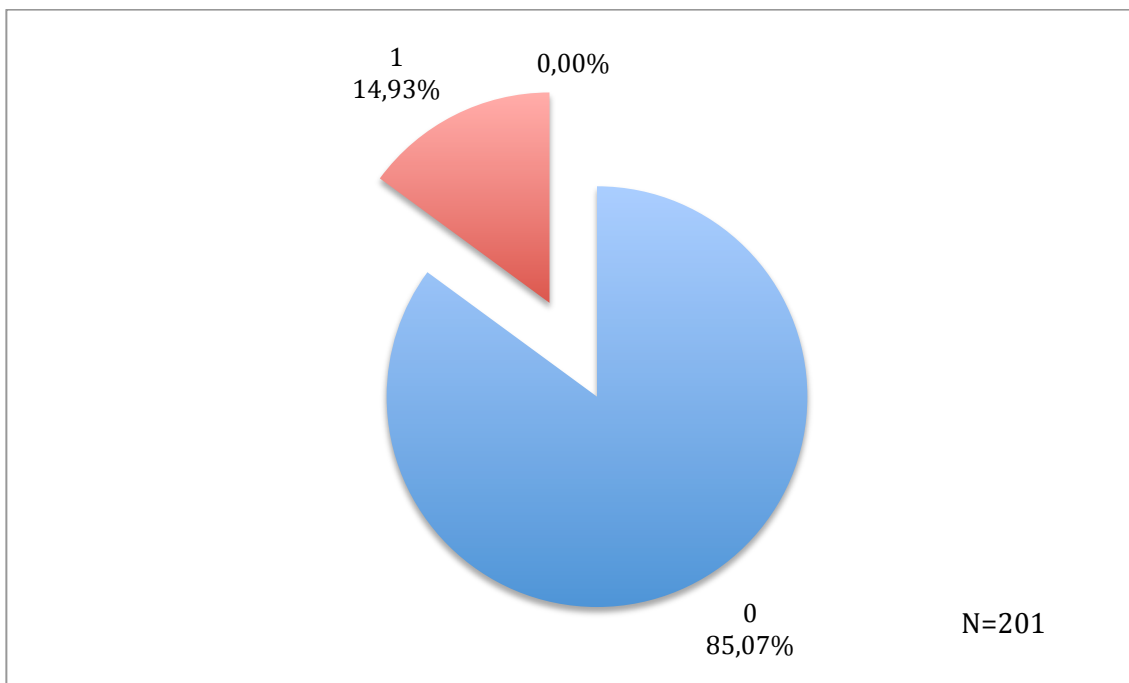
#### ***4.1.1.7 Piétinement***

Le khi-carré de Pearson est significatif pour le piétinement ( $\chi^2 = 6,7443$  ; avec 1 dl,  $p = 0,009$ ). Les os sont plus piétinés à la Formation Mursi (tableau 4.13, figure 4.21, figure 4.23, figure 4.25). La distribution par taxon permet de montrer une sous-représentation des proboscidiens par rapport au NR pour la formation Mursi (Figure 4.22). Cela n'est pas étonnant considérant la taille importante de ces animaux. La distribution des spécimens pour le membre A de la Formation Shungura est un peu plus près du NR pour cette collection (figure 4.24).



**Tableau 4.13. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de piétinement**

Stades	n Fm Mursi (%)	n Mbr A Fm Shungura (%)
0 (Absence)	171 (85,07)	277 (92,33)
1 (Présence)	30 (14,93)	23 (7,67)
Total	201 (100)	300 (100)



**Figure 4.21. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades de piétinement (%)**

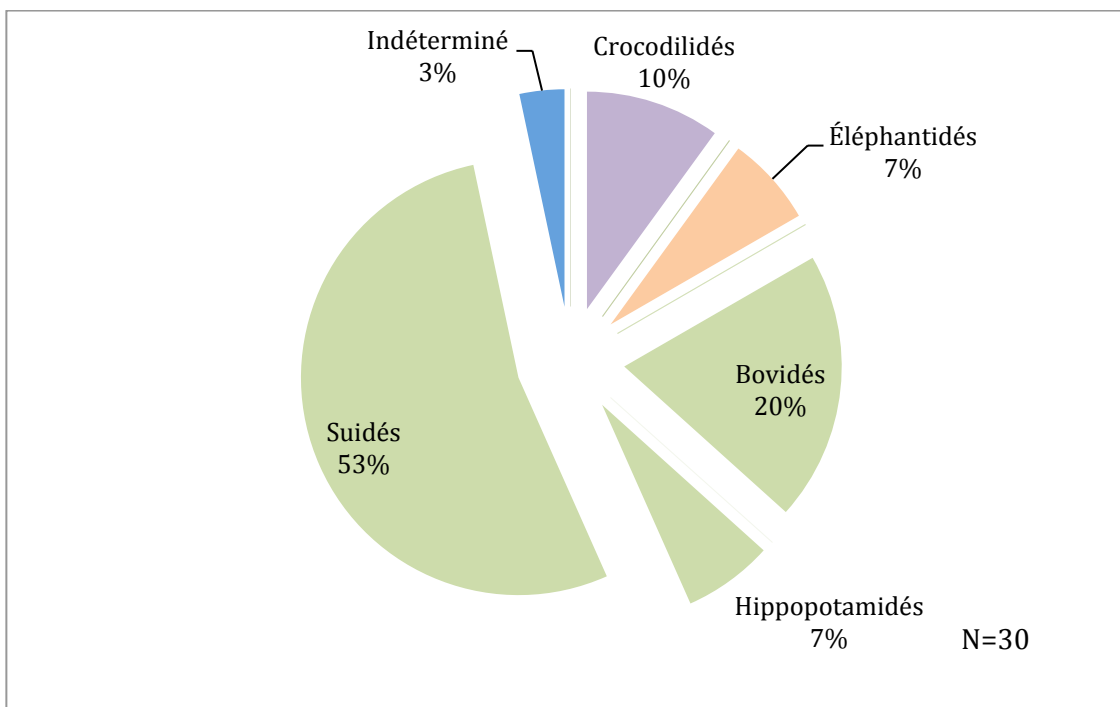


Figure 4.22. Formation Mursi, distribution des spécimens piétinés en fonction du taxon (%)

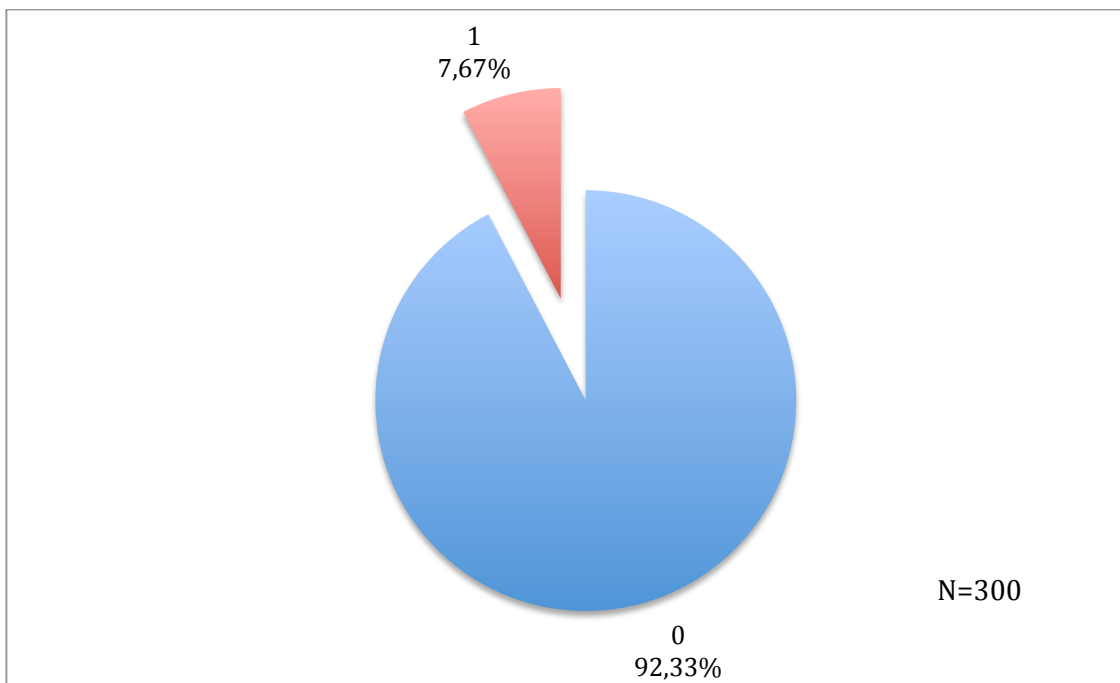


Figure 4.23. Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades de piétinement (%)

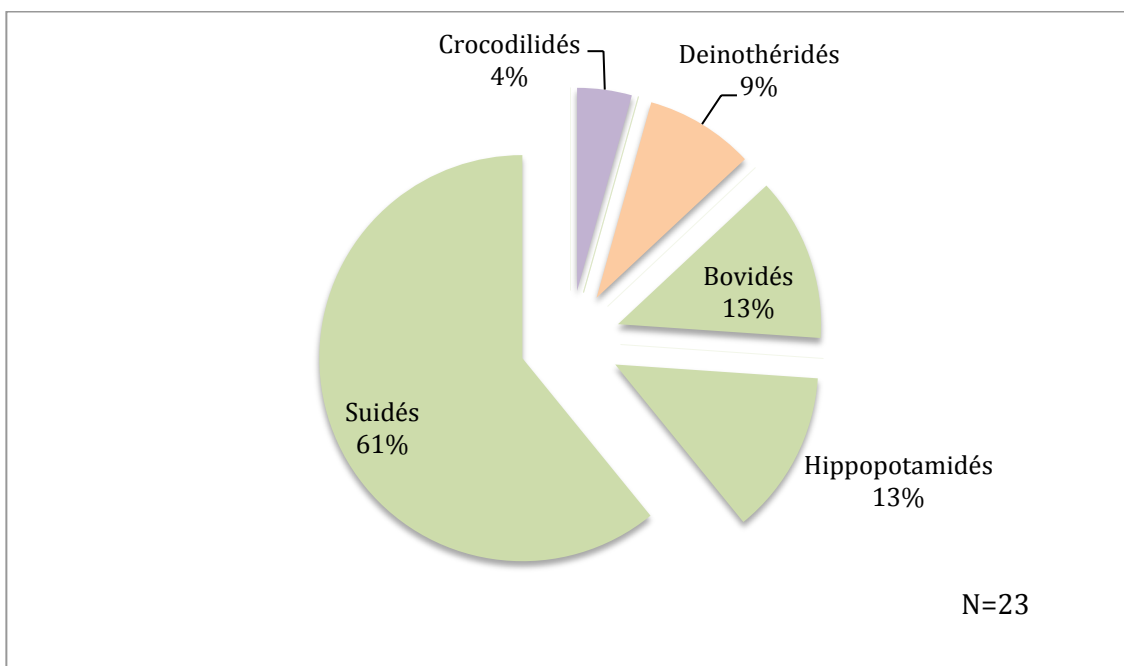


Figure 4.24. Membre A, Formation Shungura, distribution des spécimens piétinés en fonction du taxon (%)



Figure 4.25. Présence de traces de piétinement (la flèche indique un exemple de strie), tibia proximal droit de *suidae* (#omo127-72-60, coll. Shungura, photo. L.D.)

## 4.1.2 Agents naturels d'origine chimique

### 4.1.2.1 Combustion

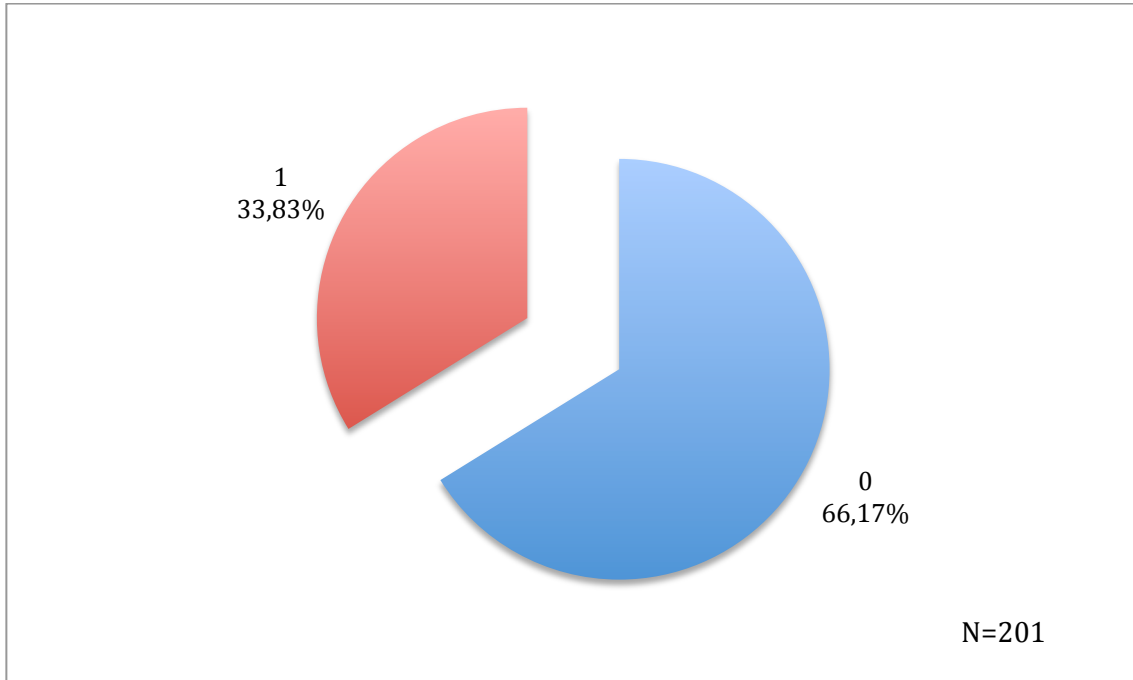
Aucun spécimen ne présente des traces de brûlure.

### 4.1.2.2 Dissolution

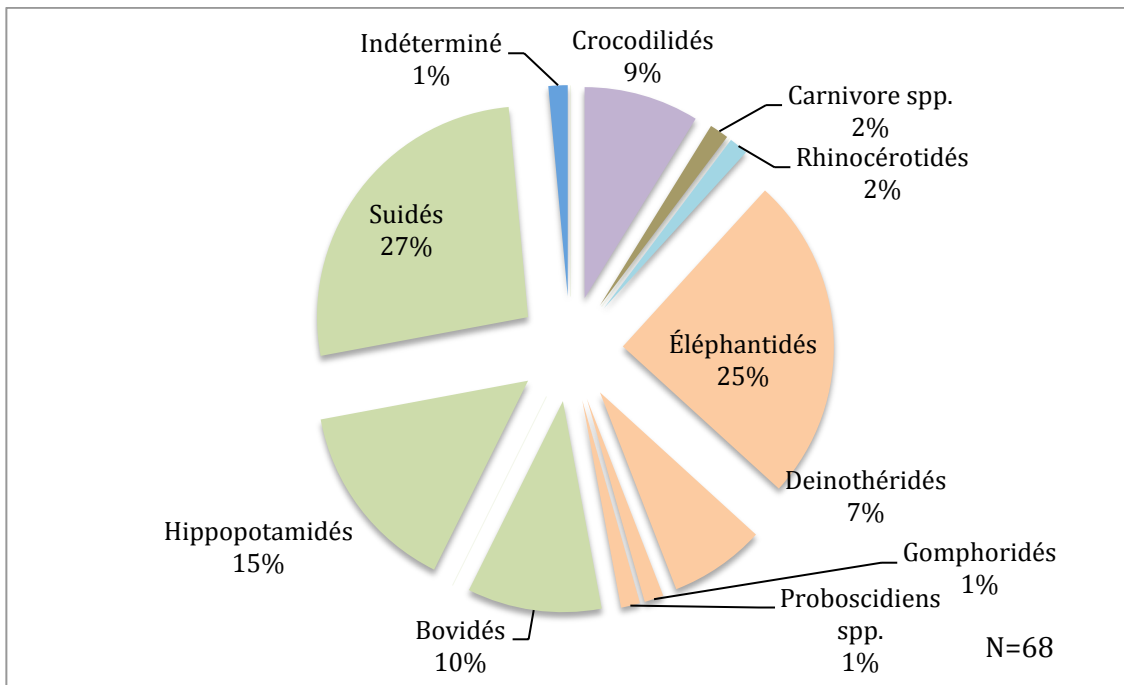
Le khi-carré de Pearson est significatif pour la dissolution ( $\chi^2 = 4,1581$  ; avec 1 dl,  $p = 0,041$ ). On remarque la présence de dissolution sur près de la moitié des spécimens du membre A de la Formation Shungura, mais sur un peu plus du tiers des spécimens de la collection Mursi (tableau 4.14, figure 2.26, figure 4.28, figure 4.30). Les proboscidiens semblent surreprésentés pour l'assemblage de la Formation Mursi (figure 4.27). Ce n'est toutefois pas le cas pour la collection du membre A de la Formation Shungura, très semblable à la distribution du NR (figure 4.29)

**Tableau 4.14** Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de dissolution.

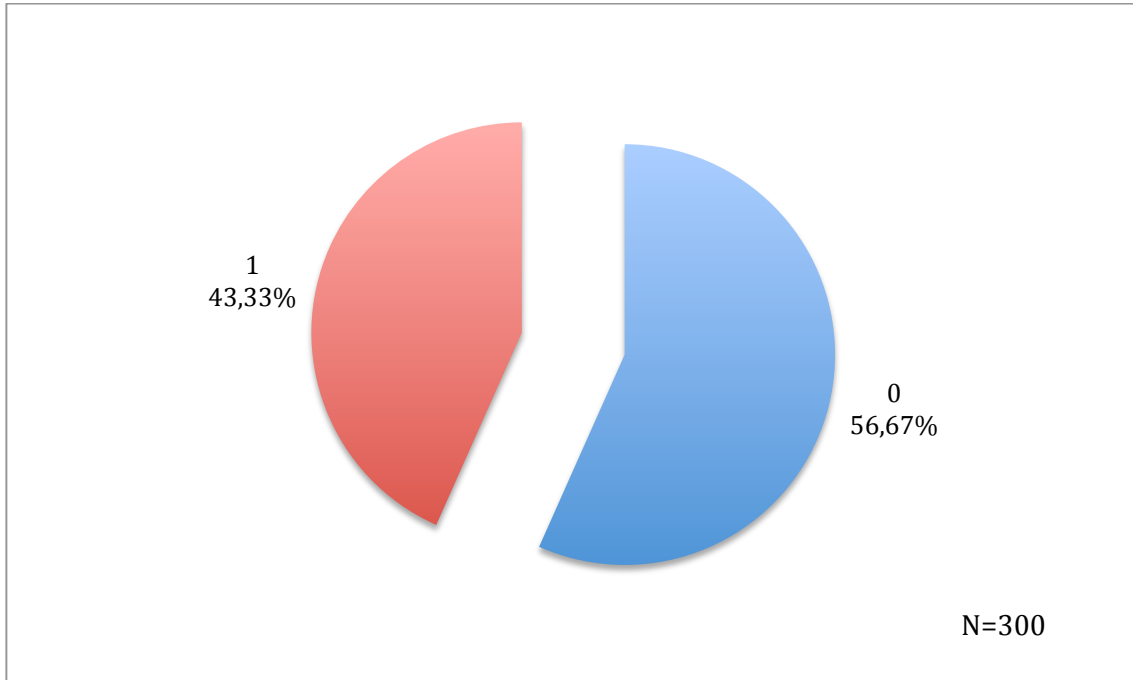
Stades	n Fm Mursi (%)	n Mbr A Fm Shungura (%)
0 (Absence)	133 (66,17)	170 (56,67)
1 (Présence)	68 (33,83)	130 (43,33)
Total	201 (100)	300 (100)



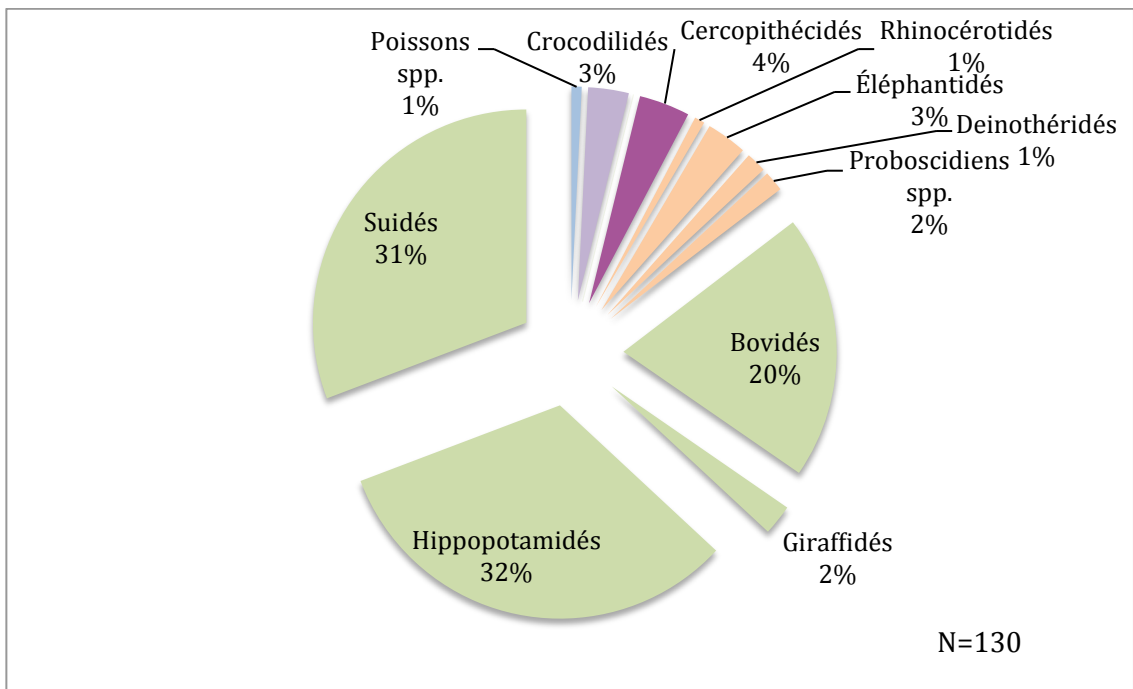
**Figure Error! No text of specified style in document.2.26. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades de dissolution (%)**



**Figure 2.27. Formation Mursi, distribution des spécimens dissous en fonction du taxon (%)**



**Figure 2.28.** Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades de dissolution (%)



**Figure 2.29.** Membre A, Formation Shungura, distribution des spécimens dissous en fonction du taxon (%)



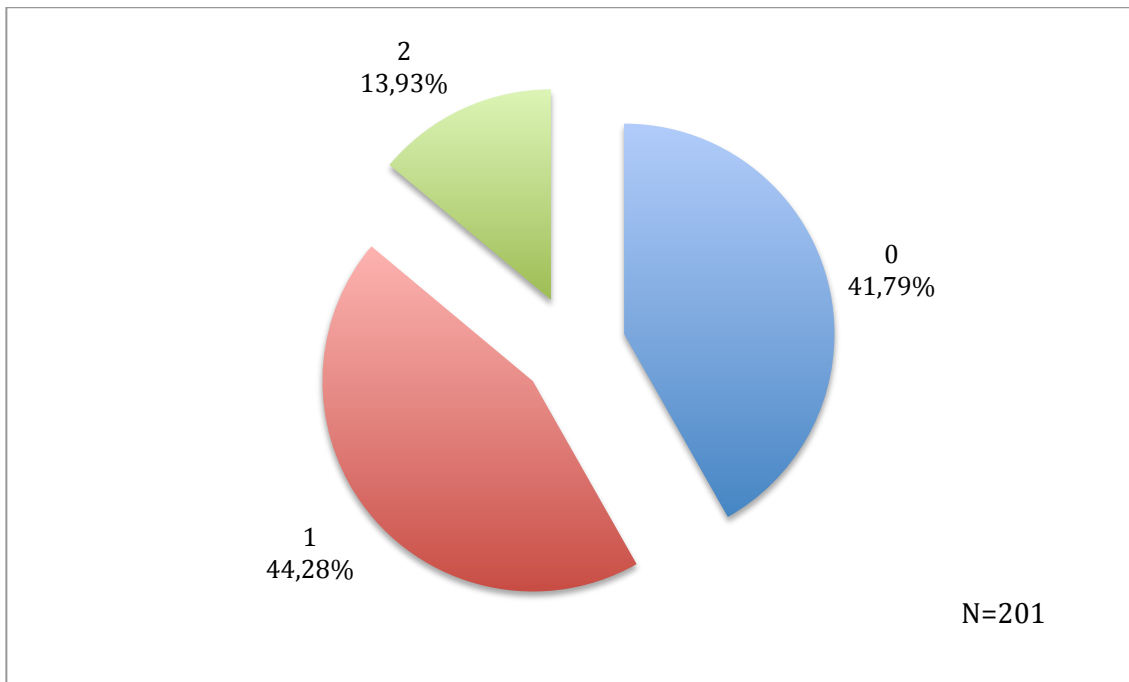
Figure 2.30. Présence de dissolution, cuboïde gauche d'*Hippopotamidae* (#omo128-72-14, coll. Shungura, photo. L.D.). On observe particulièrement bien ce phénomène à l'intérieur de la zone indiquée.

#### 4.1.2.3 Météorisation

Le khi-carré de Pearson ne s'est pas révélé significatif pour cet agent ( $\chi^2 = 2,9867$  ; avec 3 dl,  $p = 0,394$ ). On peut remarquer que la grande majorité des spécimens se classent dans les tout premiers stades de météorisation (tableau 4.15, figure 4.31, figure 4.33, figure 4.35, figure 4.36). Pour les deux assemblages étudiés, la distribution par taxons des fossiles météorisés ressemble à celle du NR (figure 4.32, figure 4.34).

**Tableau 4.15. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de météorisation**

Stades	n Fm Mursi (%)	n Mbr A Fm Shungura (%)
0 (Absence)	84 (41,79)	140 (46,67)
1 (Très légère)	89 (44,28)	128 (42,67)
2 (Légère)	27 (13,93)	32 (10,67)
3 (Modérée)	0 (0,00)	0 (0,00)
4 (Élevée)	0 (0,00)	0 (0,00)
5 (Extrême)	0 (0,00)	0 (0,00)
Total	201 (100)	300 (100,00)



**Figure 4.31. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades de météorisation (%)**



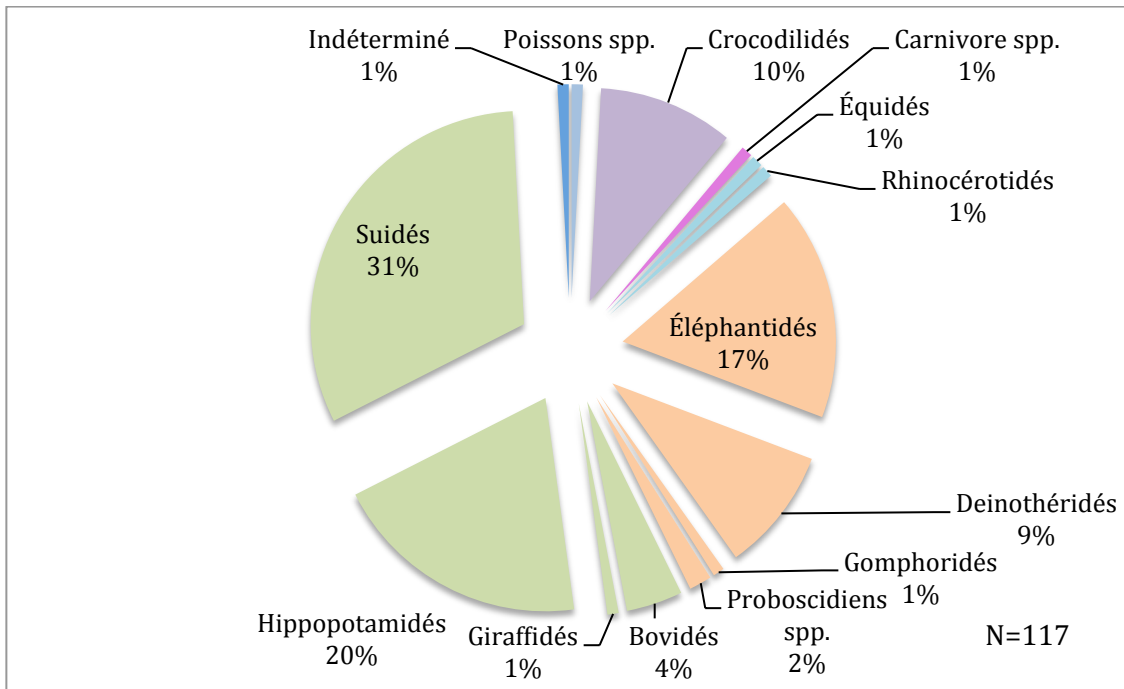


Figure 4.32 Formation Mursi, distribution des spécimens météorisés en fonction du taxon (%)

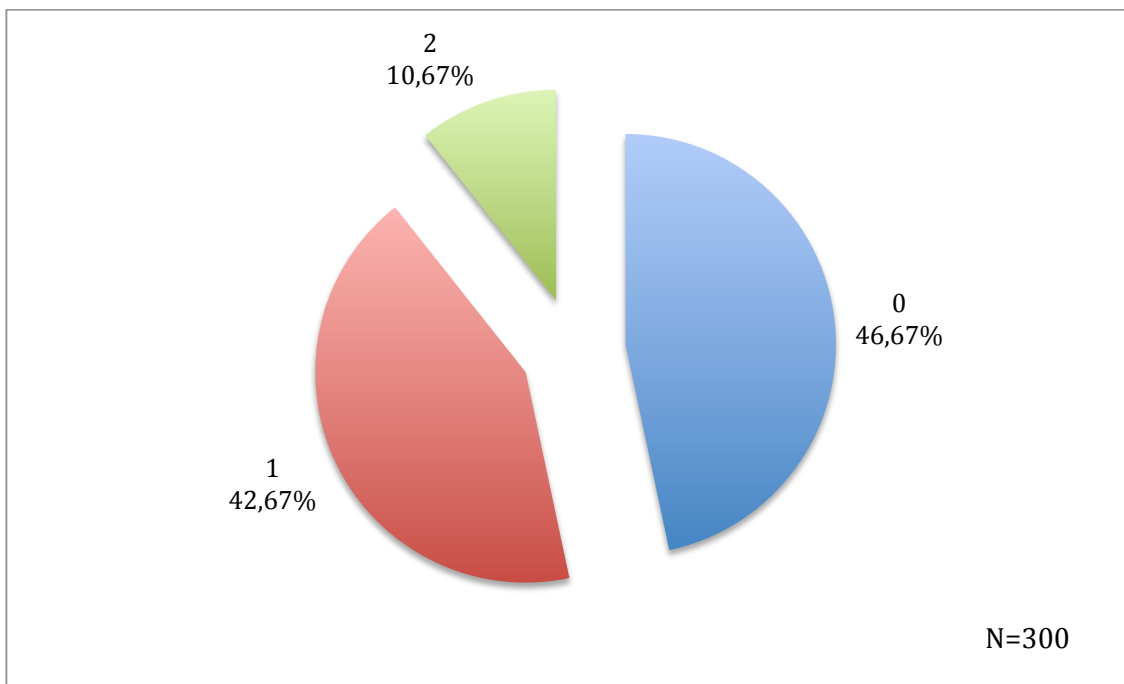


Figure 4.33. Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades de météorisation (%)

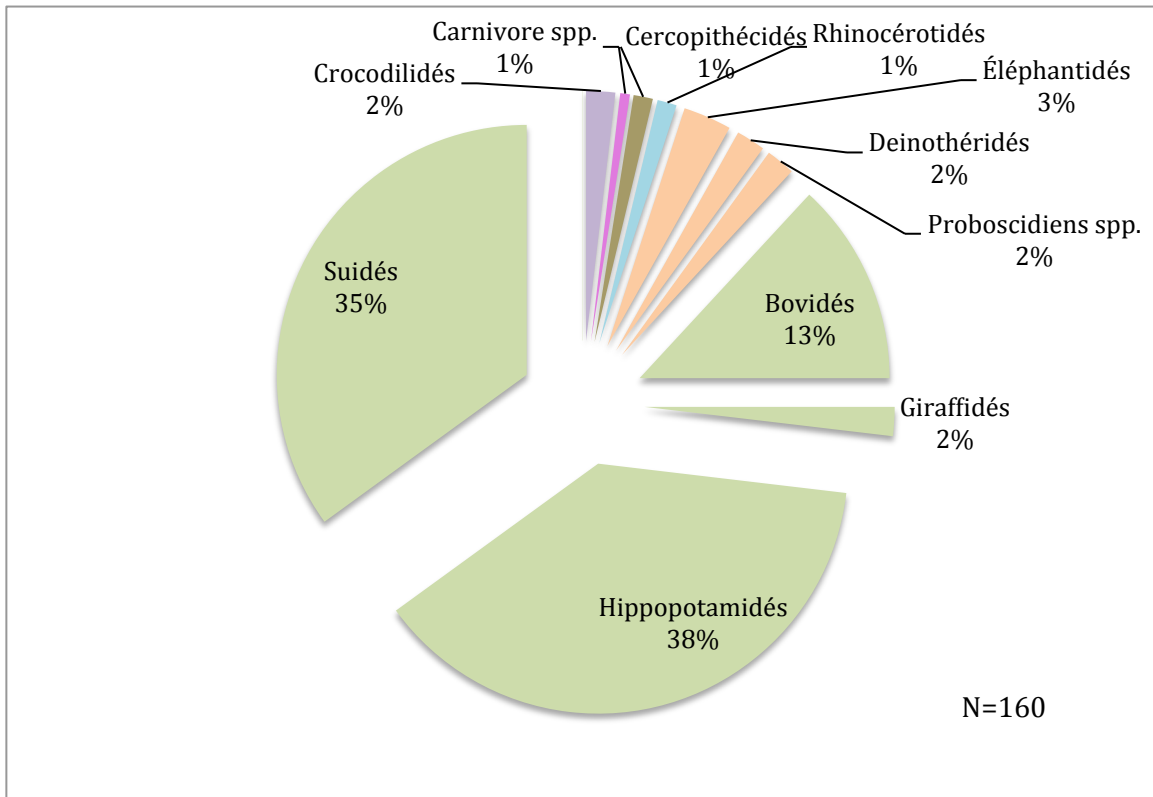


Figure 4.34. Membre A, Formation Shungura, distribution des spécimens météorisés en fonction du taxon (%)



Figure 4.35. Météorisation stade 1, maxillaire d'*E. brumpti* (y68-2075, coll. Mursi, photo . L.D.)



Figure 4.36. Météorisation stade 2, tibia distal droit de *bovidae* (#omoA71-1618, coll. Shungura, photo. L.D.)

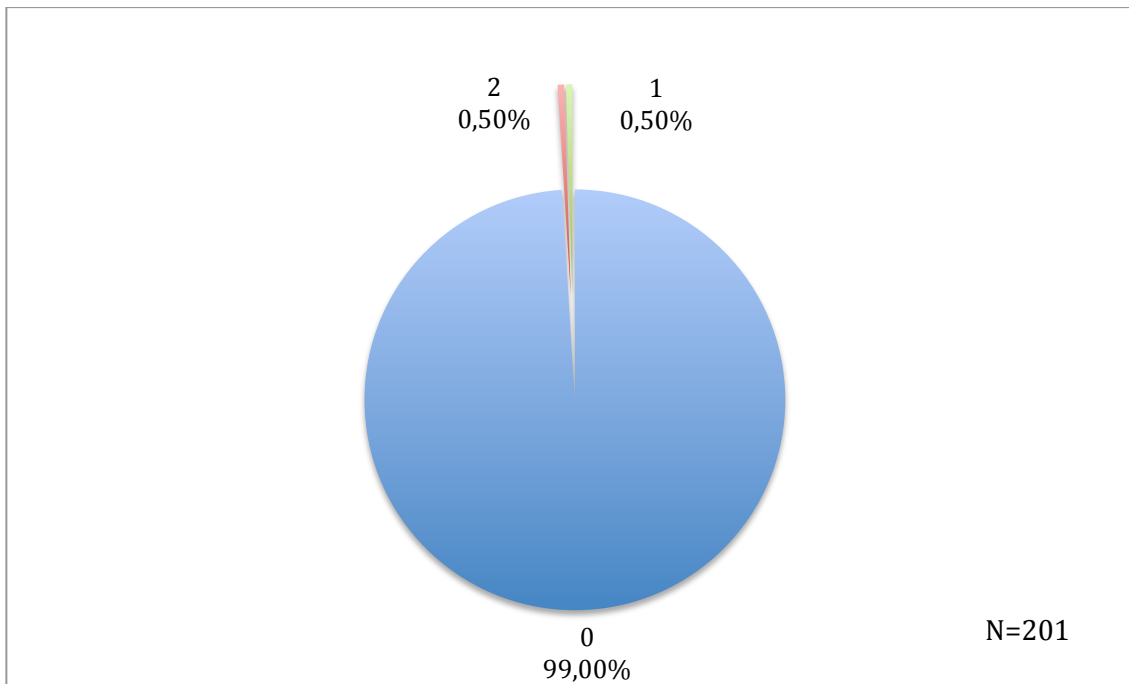
### 4.1.3 Agents naturels d'origine mixte physique et chimique

#### 4.1.3.1 Digestion

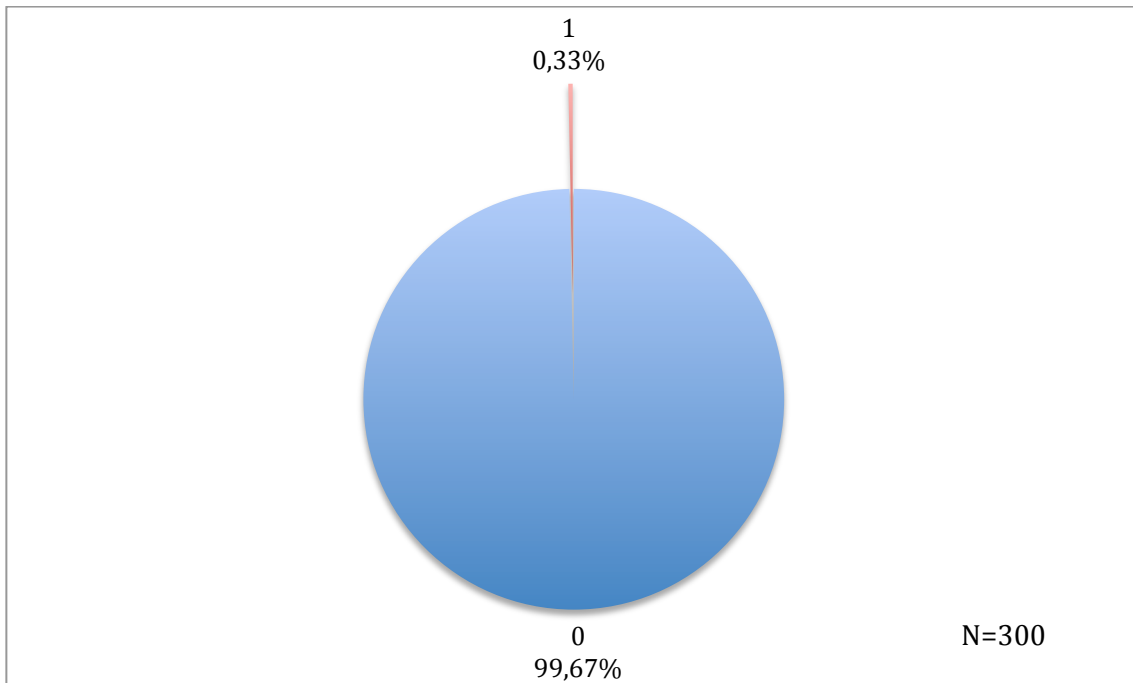
Seuls quelques spécimens semblent avoir fait l'objet de digestion, et ce, à des degrés légers. Le khi-carré de Pearson n'est pas significatif ( $\chi^2 = 1,5791$  ; avec 2 dl,  $p = 0,454$ ), les collections ne sont pas différentes pour la digestion (tableau 4.16, figure 4.37, figure 4.38, figure 4.39, figure 4.40). Les taxons n'ont pas été représentés visuellement à cause du peu de fossiles affectés, mais il s'agit de deux bovidés dans le cas de Mursi et d'un hippopotamidé (mais c'est un os du carpe).

**Tableau 4.16. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de digestion**

Stades	n Fm Mursi (%)	n Mbr A Fm Shungura (%)
0 (Aucune)	199 (99)	299 (99,67)
1 (Très légère)	1 (0,5)	1 (0,33)
2 (Légère)	1 (0,5)	0
3 (Modérée)	0	0
4 (Élevée)	0	0
5 (Extrême)	0	0
Total	201 (100)	300 (100)



**Figure 4.37. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades de digestion (%)**



**Figure 4.38.** Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades de digestion (%)



**Figure 4.39.** Digestion stade 1. Ce capitulum gauche d'*H. protamphibius* (#omo127-72-45, coll. Shungura, photo . L.D.) démontre une certaine pénétration de l'os cortical, créant un effet de porosité.



Figure 4.40. Digestion stade 2. Ce calcanéum droit de *bovidae* (kib133-2, coll. Mursi, photo . L.D.) présente une pénétration de l'os cortical sous la forme de porosité (entourés) ainsi qu'un certain polissage. On remarque également des traces de vermiculations sur ce spécimen.

#### 4.1.3.2 Vermiculation

Le khi-carré de Pearson est significatif ( $\chi^2 = 4,5919$  ; avec 1 dl,  $p = 0,032$ ). L'assemblage du membre A de Shungura est moins vermiculé que celui de Mursi (tableau 4.17, figure 4.41, figure 4.43, figure 4.45). La distribution des taxons est, dans les deux cas, conforme au NR (figure 4.42, figure 4.44).

Tableau 4.17. Fréquences absolues et relatives des spécimens de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura en fonction des stades de vermiculation

Stades	n Fm Mursi (%)	n Mbr A Fm Shungura (%)
0 (Absence)	122 (60,7)	211 (70,33)
1 (Présence)	79 (39,3)	89 (29,67)
Total	201 (100)	300 (100)

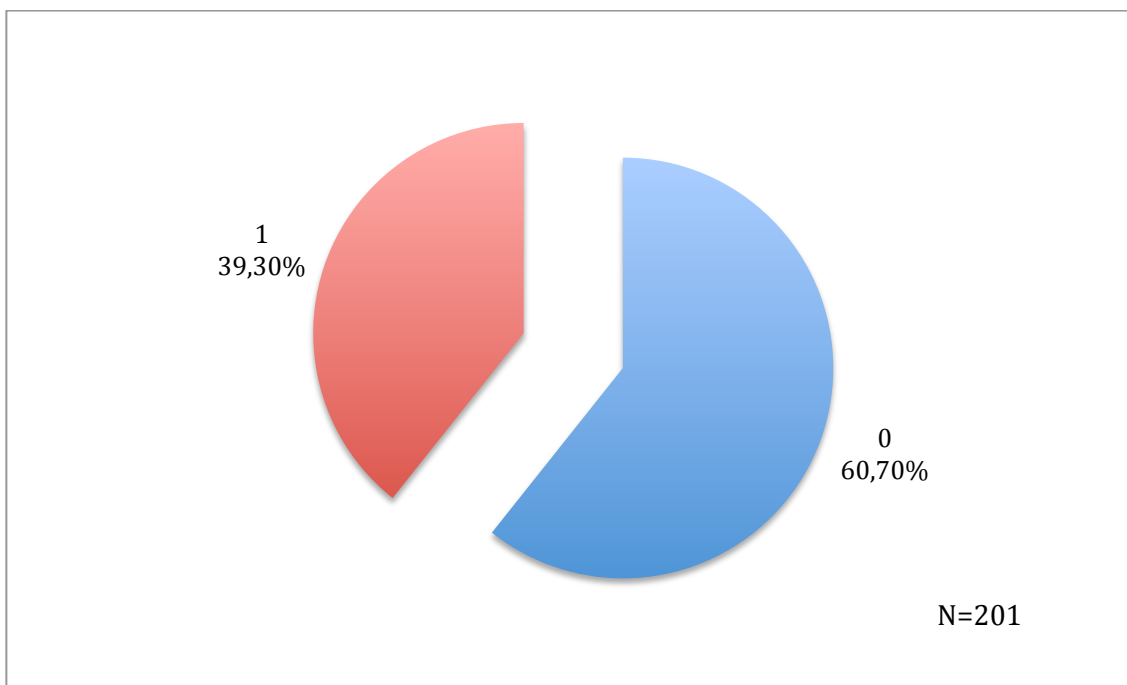


Figure 4.41. Formation Mursi, distribution des spécimens en fonction des stades de vermication (%)

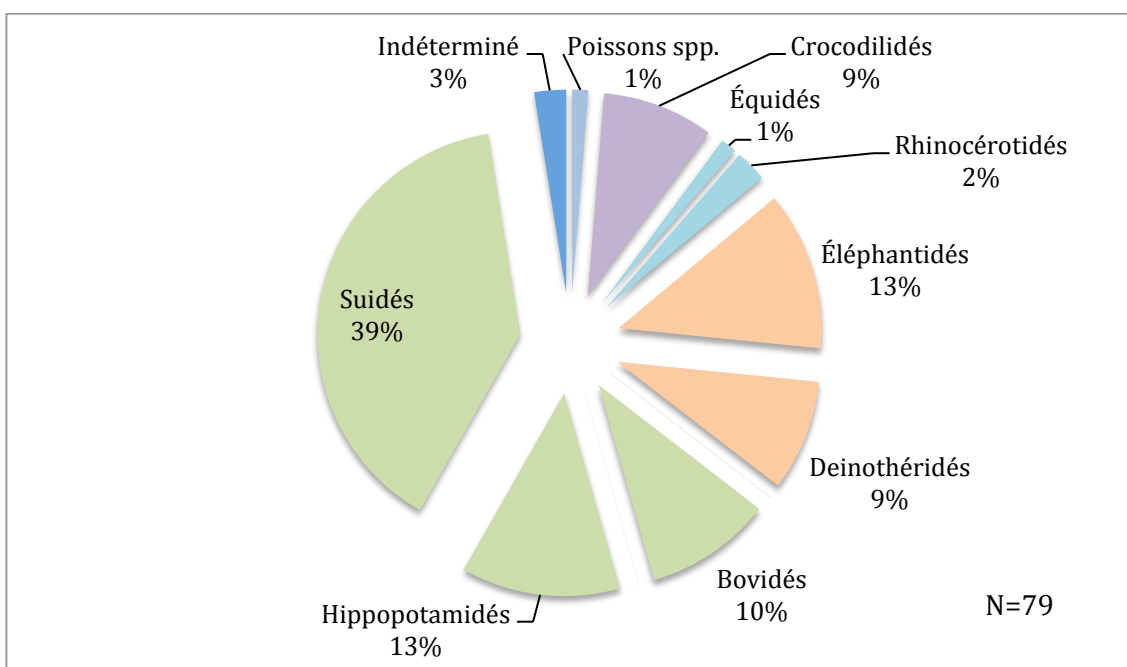
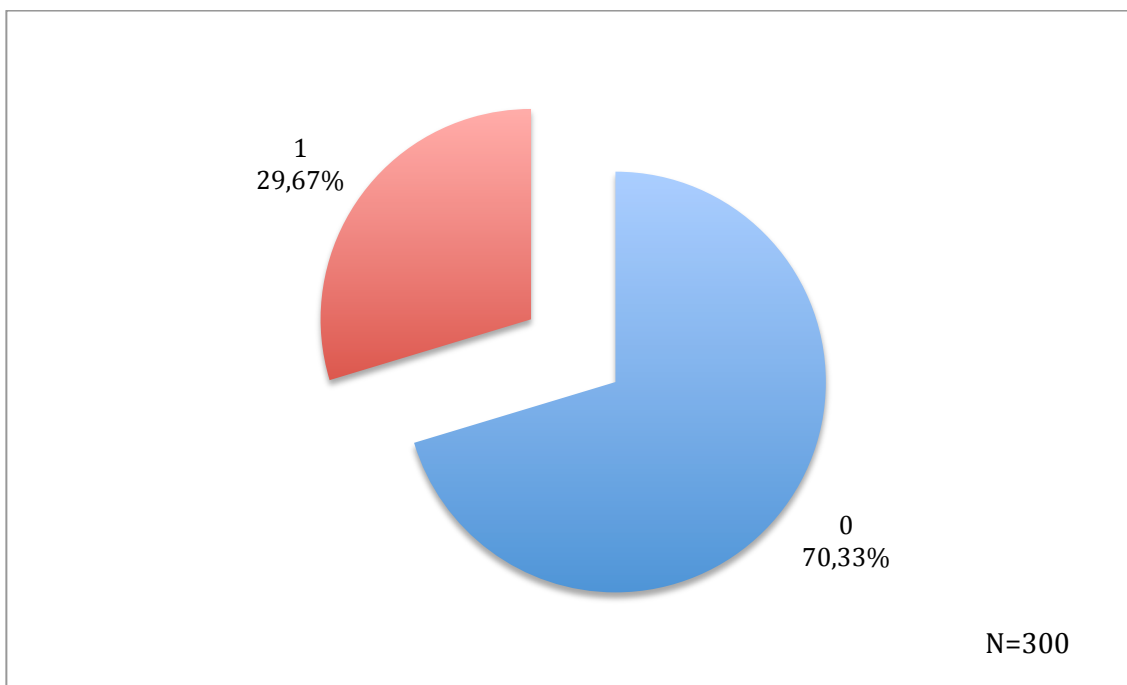
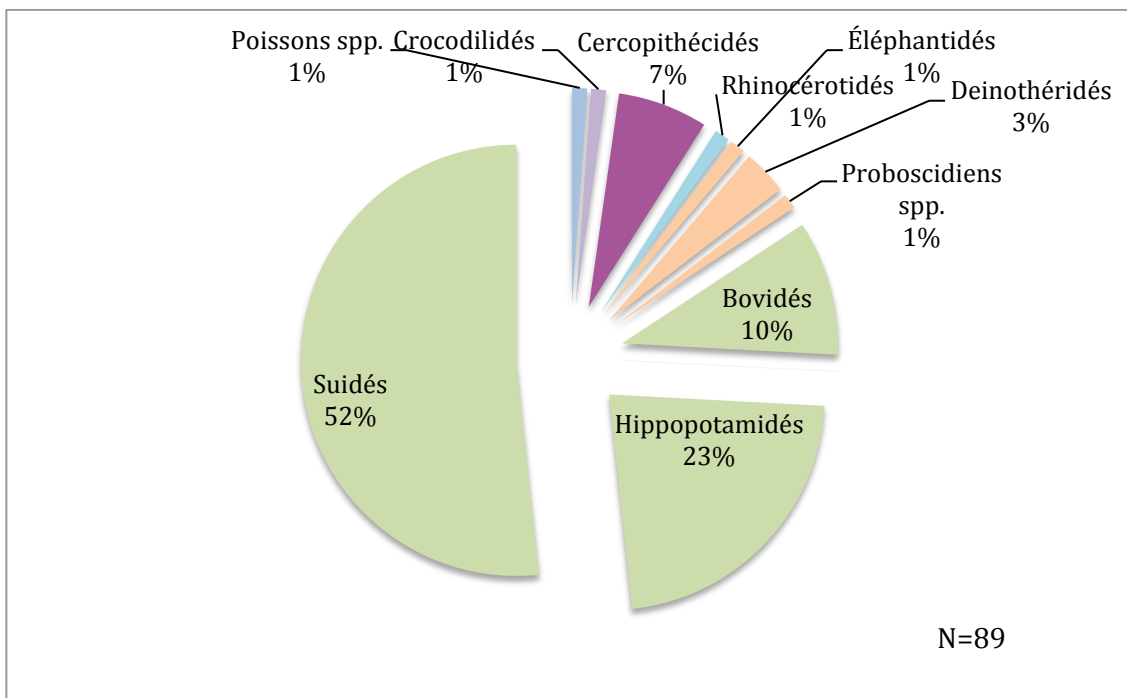


Figure 4.42. Formation Mursi, distribution des spécimens vermiculés en fonction du taxon (%)



**Figure 4.43.** Formation Shungura (membre A), distribution des spécimens en fonction des stades de vermication (%)



**Figure 4.44.** Membre A, Formation Shungura, distribution des spécimens vermiculés en fonction du taxon (%)





Figure 4.45 Présence de vermiculation sur trois molaires de *N. pattersoni* (#Y4-20, Y9-3 & Y4-83, coll. Mursi, photo . L.D.)

#### 4.1.4 Agents anthropiques

Aucune trace anthropique n'a été observée sur les fossiles étudiés.

#### 4.2 Corrélation : intra-assemblage

La majorité des corrélations mesurées, tant pour l'assemblage Mursi que pour celui du membre A de Shungura, se sont révélées faibles, c'est-à-dire que la corrélation se situe entre 0.3 et -0.3. Une valeur de  $\pm 1$  correspond à une corrélation parfaite. Aucune corrélation n'a pu être établie pour les agents absents (insectes, herbivores, rongeurs, combustion et anthropique), car, leurs valeurs étant nulles, l'écart-type ne peut être établi. L'écart-type est un facteur nécessaire au calcul de la corrélation.

Pour l'assemblage de la Formation Mursi (Annexe 5), deux corrélations sont dites « modérées ». Il s'agit du lien entre l'abrasion et le piétinement ( $p=0,3141$ ), ainsi que celui entre les carnivores et la digestion ( $p=0,4376$ ).

Quant à l'assemblage de la Formation Shungura (Annexe 6), le lien entre l'action des carnivores et la digestion est aussi considéré comme étant « modéré » ( $p=0,3493$ ). De plus, il en va de même pour le lien entre l'abrasion et la fracturation ( $p=0,3326$ ).

### **4.3 Résumé et indice taphonomique**

La figure 4.46 résume les informations de ce chapitre. Elle présente sous forme de pourcentages chaque agent dont la présence est attestée. On remarque que les deux assemblages sont similaires (les lignes correspondant à chacun de superposent) dans plusieurs cas. La différence la plus importante entre les assemblages apparaît être l'abrasion, ce qui est congruent avec les résultats présentés précédemment. De même, le piétinement et la vermiculation ressortent comme étant plus abondants dans la collection de la Formation Mursi par rapport à celle du membre A de la Formation Shungura.

Une façon alternative de résumer les statistiques descriptives présentées dans ce chapitre est d'en tirer un indice taphonomique. Les différents éléments de calcul utilisés pour les deux assemblages étudiés pour ce mémoire sont présentés dans le tableau 4.19. L'assemblage de la Formation Mursi obtient une valeur légèrement supérieure (11,09%) à celui du membre A de la Formation Shungura (8,93%). Il a donc plus subi les effets des processus taphonomiques, mais la différence demeure minime.

**Tableau 4.19 : Éléments des calculs de l'indice taphonomique pour Mursi et Shungura, membre A**

	Fm Mursi	Mbr A Fm Shungura
$\Sigma (x_i/s-1)$	267,39	321,6
n	201	300
calcul	$\frac{267,39}{201*12} * 100$	$\frac{321,6}{300*12} * 100$
résultat	$\approx 11,09 \%$	$\approx 8,93 \%$

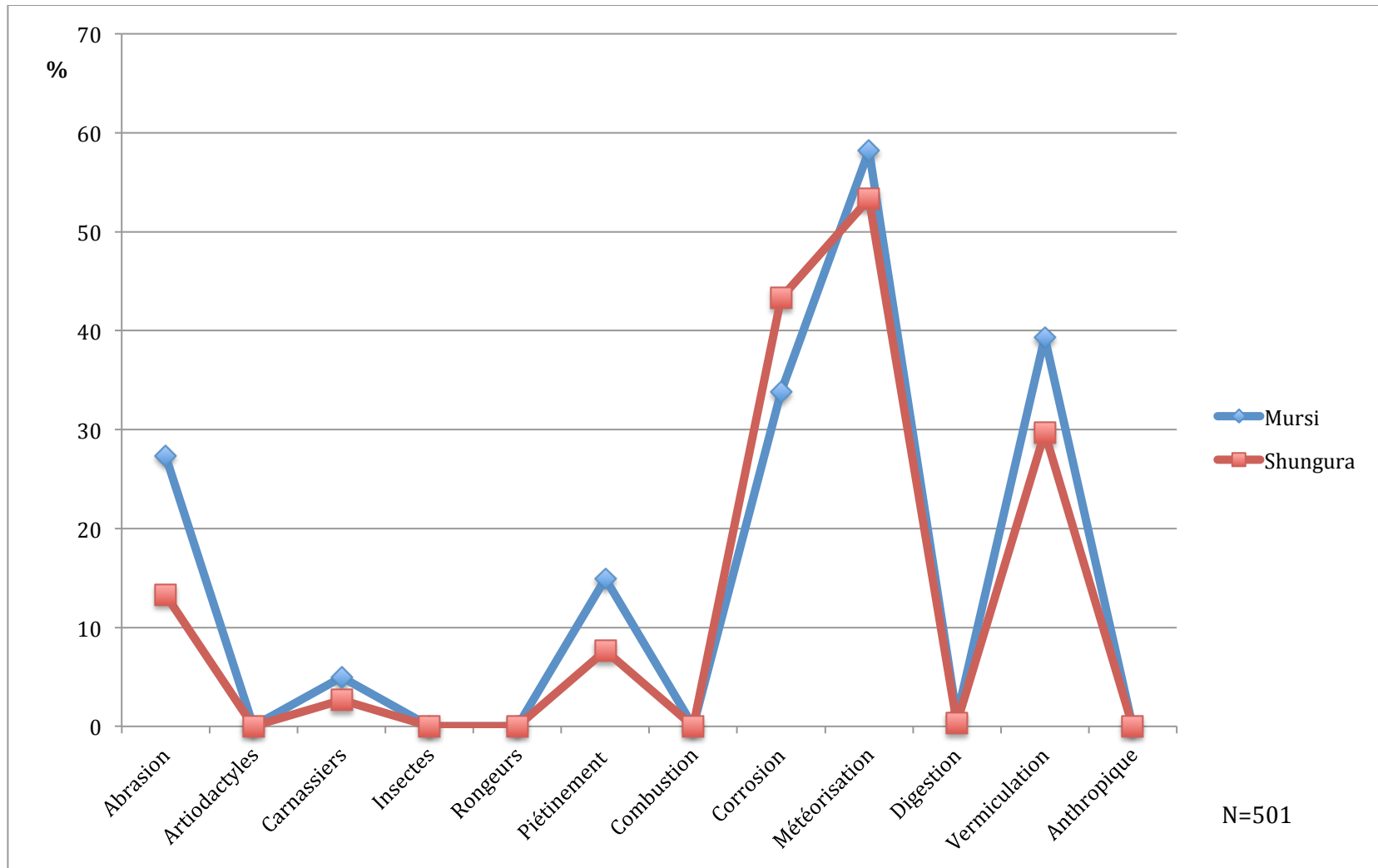


Figure 4.46. Résumé des pourcentages de présence (stade 1 ou plus) des agents taphonomiques dans les assemblages de la Fm Mursi et du mbr A de la Fm Shungura

## Chapitre 5: Discussion & conclusion

L'objectif de ce mémoire est d'étudier les fossiles d'animaux de la Formation Mursi ainsi que ceux du membre A de la Formation Shungura sur la base de la taphonomie. Les données amassées permettent de répondre à deux sous-questions. L'une est comparative : dans quelle mesure les collections fauniques Mursi et du membre A de Shungura sont-elles distinctes sur le plan taphonomique ? L'autre, est descriptive : les analyses taphonomiques permettent-elles de corroborer les reconstitutions paléoenvironnementales établies par d'autres méthodes?

Parmi les agents dont la comparaison est établie statistiquement, près de la moitié se sont révélés significativement différents. Si on ne prend en compte que ces agents qui correspondent à l'hypothèse alternative, les deux assemblages analysés sont distincts taphonomiquement. Ces agents sont la dissolution, l'abrasion, le piétinement et la vermiculation.

Les quatre agents pour lesquels le test est non significatif sont météorisation, les carnivores, la digestion, ainsi que la fracturation. Ces agents sont donc liés à l'hypothèse nulle, c'est-à-dire que les deux collections analysées sont similaires sur la base de la taphonomie.

En guise de rappel, les autres agents (rongeurs, insectes, herbivores, combustion et anthropique) n'ont laissé aucune trace sur les fossiles.

Un bilan des interprétations liées aux agents sera présenté subséquemment.

## **5.1 Indices que les formations sont différentes**

Il n'est pas possible dans l'état actuel des connaissances de lier un milieu précis à la vermiculation, mais on suppose que c'est un indice de la densité du couvert végétal. Les résultats indiquent que le couvert végétal est plus important à Mursi qu'au membre A de Shungura. Ce n'est pourtant pas ce que démontrent les autres méthodes d'analyse du paléoenvironnement : la présence de forêt-galerie est mieux attestée pour le membre A de la Formation Shungura que pour Mursi. Les vermiculations peuvent cependant être liées à tout type de végétation, pas uniquement aux arbres.

Le fait que les fossiles du membre A de la Formation Shungura sont plus fortement dissous que ceux de la Formation Mursi ne fait que démontrer que l'assemblage est en moins bonne condition. En effet, la dissolution reflète l'aspect destructeur de phénomènes locaux tels l'humidité, l'eau (dissolution, percolation), le pH du sol, ou encore l'oxyde de manganèse (Voorhies, 1969). Il est nécessaire de poursuivre les recherches pour formuler des conclusions plus précises quant aux effets de cet agent.

Le piétinement est un agent taphonomique qui indique qu'un lieu était plus intensément fréquenté et que les ossements étaient exposés en surface plus longtemps. Les agents sont vraisemblablement des herbivores. En supposant que les ossements aient subi des délais d'enfouissement similaires dans les deux formations, conclusion qui est soutenue par les résultats de l'étude du taux d'intempérisation, on peut suggérer que le milieu est plus fréquenté à la Formation Mursi. La présence d'animaux se déplaçant en troupeau y serait plus importante. Même si la taphocénose n'est jamais identique à la biocénose, il est intéressant de contraster ce résultat avec le volume de spécimens récoltés dans chacune des formations. En effet, comme mentionné au deuxième chapitre, la Formation Shungura est reconnue pour être particulièrement riche en fossiles, ce qui n'est pas le cas pour la Formation Mursi. En effet, à ce jour, les fossiles du membre A seulement surpassent ceux récoltés dans la Formation Mursi en entier. On aurait pu donc croire que les animaux étaient également plus nombreux à Shungura. La différence dans le volume des fossiles peut cependant découler de facteurs liés à la conservation, ou à l'intensité des recherches.

Le résultat le plus intéressant est sans doute celui de l'abrasion. D'abord, il s'agit de l'agent pour lequel le khi-carré a la plus petite *p-valeur*, entraînant un rejet sans équivoque de l'hypothèse nulle. Des fossiles abrasés sont généralement liés au transport hydraulique (Andrews, 1990; Fabre, 2010; Fernández et al., 2011; Fernandez-Jalvo et Andrews, 1992) et au sédiment fluviolacustre. On détecte donc plus fortement l'effet de bassins hydrauliques au sein de l'assemblage Mursi, par rapport à celui du membre A de Shungura. La présence de taxons aquatiques (poissons) et semi-aquatiques (crocodilidés et hippopotamidés) concorde avec cette interprétation d'un milieu plus aquatique à la Formation Mursi (NMI = 27,58%) par rapport au membre A de la Formation Shungura (NMI = 12,51%) si l'on emploie le *nombre minimal d'individus* comme mesure quantitative. En effet, le *nombre de restes* est presque identique pour les deux assemblages (NR Mursi = 26,86%; NR Membre A-Shungura = 26,87%). Il faut néanmoins rappeler qu'une variété d'agents taphonomiques peuvent créer une abrasion, comme le vent, la langue des carnivores et le piétinement (Behrensmeyer, 1975). Cette interprétation d'une accumulation liée à un bassin hydraulique qui serait plus importante pour la Formation Mursi que pour le membre A de la Formation Shungura reste donc spéculative. Elle est toutefois supportée par l'analyse des groupes de Voorhies. En effet, de manière générale, les éléments postcrâniens sont plus communs dans les milieux lacustres que riverains, car il y a moins de chance qu'ils soient charriés par le mouvement de l'eau (Dechamps et Maes, 1981). Les éléments du groupe I (squelette axial) sont presque absents des assemblages de Mursi (1,18%) et du membre A de Shungura (1,02%). L'absence de tels éléments suggère qu'ils ont été charriés par le fleuve (Voorhies, 1969). Les sédiments fluviaux contiennent des éléments plus résistants tels les fragments de mandibule, les dents, les éléments postcrâniens denses, ainsi que les chevilles osseuses des bovidés, car ceux-ci sont difficiles à déplacer, même dans le cas d'un courant énergétique (Behrensmeyer, 1975). Ils constituent ce qu'on appelle le *lag deposit*, c'est-à-dire les éléments résiduels suite au balayage d'éléments plus légers par l'air ou, dans le présent cas, par l'eau (Alemseged et al., 2007).

## 5.2 Indices que les formations sont semblables

Les traces laissées par des carnivores et la digestion sont peu nombreuses dans les deux cas, ce qui indique que le rôle de ces prédateurs sur les fossiles constituant les assemblages était sans doute restreint. Les traces de digestions sont quasi-absentes. Lorsqu'elles apparaissent, elles sont très superficielles. Une digestion partielle indique que le prédateur n'aura pas besoin de puiser de nutriments dans les matières dures de leurs proies, se contentant des parties molles (Alemseged, 2003; Boaz, 1982). On peut donc penser que les prédateurs, plutôt rares, rencontraient une abondance de proies dans ces milieux. De plus, on retrouve soit une fosse, soit une perforation sur tous les spécimens comportant des marques d'activités de carnivores. Les sillons sont totalement absents et un seul spécimen est marqué par des entailles, lesquelles sont présentes conjointement à de la perforation. Plus de recherches sont nécessaires pour interpréter une telle répartition des types de traces, mais on propose qu'elle permette d'identifier le prédateur (Gilbert, 1980; Haynes et Stanford, 1984; Lyman, 1994b; Voorhies, 1969). La faible présence de traces d'activités de carnivores corrobore l'abondance taxonomique, ces animaux étant très peu nombreux, tant à Mursi (NMI = 3,45% ; NR = 0,50%) qu'à Shungura (NMI = 4,17%; NR = 0,33%). On peut aussi lier la représentation squelettique des deux assemblages avec la faible activité des carnivores. Il est en effet moins probable que les dents, les chevilles osseuses, les mandibules et les maxillaires soient affectés par les carnivores, car leur valeur nutritionnelle est moins élevée que les parties plus charnues (Pobiner, 2008). Tel qu'expliqué dans le premier chapitre, la densité est également un facteur qui pourrait, ne serait-ce qu'en partie, expliquer une telle répartition anatomique. En résumé, la présence peu manifeste des carnivores, tant au sein des fossiles que par les traces physiques et chimiques qu'ils ont laissées, porte à croire qu'ils ne sont responsables de l'accumulation ni de l'un ni de l'autre assemblage. Cette interprétation est appuyée par la morphologie du bris des os longs. Mentionnons toutefois que certains agents tels l'abrasion et la météorisation peuvent avoir pour effet d'effacer les traces faites par d'autres agents.



La météorisation est très semblable pour les deux collections. De surcroît, il y a peu de variations entre les stades (tous les spécimens sont notés entre 0 et 2, donc globalement peu météorisés), ce qui indique une uniformité dans la rapidité d'enfouissement des restes. En plus, la provenance serait la même pour tous les spécimens. En effet, il a été proposé qu'un spécimen trop différent des autres sur le plan de la météorisation serait allochtone, car il proviendrait d'un milieu aux conditions écologiques dissemblables (Hill, 1988). Une telle répartition des stades de météorisation n'est pas étonnante pour un assemblage de fossiles, les ossements fossilisés étant typiquement, quoique pas systématiquement, enfouis rapidement donc peu météorisés (Lyman, 1994a). Selon l'étude actualiste de Behrensmeyer (Hagemann, 2010), les restes auraient donc été enfouis après environ trois ans d'exposition. L'auteure a également voulu vérifier si la vitesse d'enfouissement était liée à un type de milieu. Toutefois, ses résultats ne se sont pas révélés significatifs. Elle mentionne cependant que les milieux humides comme les marécages et les forêts denses semblent liés à une vitesse d'enfouissement plus importante.

Les fractures observées sur les spécimens sont surtout de type perpendiculaire irrégulier, ce qui correspond à une cassure sur os sec de cause « naturelle ». Apparemment, aucun os n'a subi de fracture due à la prédation (Shipman, 1981). Les fractures en colonne peuvent être liées à des activités de piétinement (1978). Le pourcentage de fractures en colonne est plus élevé au sein de l'assemblage Mursi (12,50%) comparativement à celui du membre A de Shungura (6,67%). Cette différence concorde d'ailleurs avec l'évaluation de la présence du piétinement à Mursi et dans le membre A de la Formation Shungura. En effet, selon la présente étude, la présence de piétinement est statistiquement plus importante sur les fossiles de la collection Mursi.

### **5.3 Agents absents**

Aucun des 501 spécimens analysés ne montre de trace de rongeurs, d'herbivores et d'insectes. La présence de traces faites par chacun de ces agents traduit un milieu pauvre en nutriments (Shipman, 1981). Étant donné l'absence complète de ces traces, on peut en

conclure que les milieux correspondant aux assemblages analysés n'étaient possiblement pas appauvris en nutriments. Il demeure cependant essentiel de traiter cette interprétation avec prudence, l'absence de preuve n'étant pas une preuve d'absence. De même, l'absence de ces types de trace peut être due à un enfouissement rapide, ou alors elles ont pu être camouflées par l'action de d'autres agents taphonomiques, comme l'abrasion et la météorisation. Dans le cas des herbivores, on ne peut pas lier ce phénomène à leur absence dans les milieux. Les artiodactyles et périssodactyles sont deux ordres qui, ensemble, composent plus de la moitié de chacun des deux assemblages analysés (Mursi : NR = 61,70%, NMI = 58,62% ; Shungura, membre A : NR = 83,67%, NMI = 58,33%).

Quant à l'absence de traces d'activité des rongeurs, cela n'étonne guère, compte tenu de l'absence de fossiles attribués à la microfaune. On peut donc croire que ceux-ci étaient relativement peu nombreux dans la biocénose. Notons toutefois que des spécimens de rongeur ont été trouvés à partir du membre B à Shungura, soit le membre situé directement supérieurement au membre A (Cáceres et al., 2011; Fejfar et Kaiser, 2005). Les restes de microvertébrés sont également nombreux à la Formation Kanapoi, dont les datations correspondent le mieux à celles de la Formation Mursi (Wesselman, 1984). Cependant, il semble que les restes de petits mammifères soient généralement peu nombreux dans les assemblages fossiles récoltés dans le bassin Turkana. Les experts lient cette sous-représentation à l'origine souvent fluvatile des sédiments, qui ne favoriserait pas la préservation de restes de petite taille (Manthi, 2008). Dans le cas de la Formation Mursi, l'absence de microfaune est aussi un problème typique des assemblages de surface. En effet, les os de petite dimension ont tendance à être ignorés ou difficiles à trouver (Wesselman, 1984).

Ensuite, comme prédit dans le premier chapitre, aucune trace anthropique n'a été observée sur les fossiles des deux assemblages. L'absence de combustion va de pair avec l'absence de traces anthropiques. Néanmoins, les traces de brûlure peuvent aussi avoir une origine naturelle (feux de forêt, de savane ou de souche). Devant l'absence de ce type de trace, on peut en conclure que les deux milieux n'étaient pas nécessairement propices aux feux

naturels, comme le sont des environnements plus arides, comme la savane (Behrensmeyer et al., 1979). En effet, dans les climats très arides, les feux de savane sont considérés comme « (...) a major environmental force (...) » (Andersen, 1996). Ils peuvent être déclenchés par combustion spontanée lors d'épisodes de chaleur intense, par des éclairs, les retombées d'éruptions volcaniques, etc. (Dodson et Macphail, 2004, p. 298). Comme la taphonomie des milieux de Mursi et du membre A de Shungura démontre qu'il s'agissait de milieux à forte présence hydraulique, l'absence de combustion n'est pas le moindre étonnant.

## **5.4 Résumé**

En résumé, les fossiles de l'assemblage de la Formation Mursi ont généralement plus subi les effets des agents taphonomiques comparativement à ceux du membre A de la Formation Shungura, quoique cette différence demeure minime. Cela est supporté par le calcul de l'indice taphonomique, qui rend une valeur légèrement plus élevée pour la Formation Mursi. On en déduit que les fossiles de la Formation Mursi auraient été exposés plus longtemps, signifiant qu'ils auraient sans doute subi un enfouissement plus lent (Glikson, 2012). Cela dit, force est d'admettre que les assemblages fauniques de ces formations géologiques sont, somme toute, assez semblables taphonomiquement. Mentionnons, en outre, qu'aucun lien ne peut être fait entre la catégorie d'agent (physique, chimique, mixte ou anthropique) et le résultat des tests statistiques. En d'autres termes, on ne voit pas, par exemple, des tests significatifs pour tous les agents physiques et des tests non significatifs pour les agents chimiques. En plus, un agent absent d'un assemblage l'est aussi systématiquement dans l'autre assemblage.

## **5.5 Scénarios possibles**

Pour tenter de reconstituer l'histoire taphonomique des deux assemblages étudiés, l'apport de méthodes complémentaires à la taphonomie est nécessaire. Elles ont été mentionnées précédemment : les analogies fauniques et floristiques, les isotopes stables, la palynologie et

l'analyse des paléosols. Somme toute, les assemblages sont assez peu « taphonomisés » (à environ 11% pour Mursi, et à 9% pour le membre A de la Formation Shungura). Parmi les agents liés tout particulièrement à la vitesse d'enfouissement, on retrouve les rongeurs, les insectes et la météorisation (Andrews et Fernández-Jalvo, 2012). Puisque les deux premiers sont inobservés sur les fossiles et que la météorisation se restreint aux stades les moins avancés, on peut suggérer que les assemblages ont tout les deux subi un enfouissement rapide. Mais quelle pourrait être la cause de cet enfouissement rapide ? On suppose que les conditions locales des deux milieux devaient influencer ce phénomène.

D'une part, on constate que les deux assemblages semblent présenter des milieux où la végétation est luxuriante et abondante, ce milieu dynamique pouvant accélérer ou favoriser l'enfouissement des restes. Comme expliqué en détail dans le second chapitre, ces méthodes indiquent un milieu humide, chaud, ouvert, mais boisé à Mursi, comme au membre A de la Formation Shungura. La distinction majeure entre les deux formations, détectée par l'analyse de pollens et les analogies paléofloristiques et paléofauniques, est la présence mieux démontrée au sein du membre A de la Formation Shungura de forêts, particulièrement la forêt-galerie, un type de végétation qui longe les cours d'eau (Hagemann, 2010). Comme mentionné précédemment, cette présence plus importante du milieu forestier n'est pas appuyée par les résultats de l'analyse de la vermiculation qui démontrent, au contraire, un couvert végétal plus important pour Mursi.

D'autre part, la classification des spécimens de la Formation Mursi et du membre A de la Formation Shungura selon leur *groupe de Voorhies* révèle qu'il s'agit dans les deux cas d'assemblages riverains. Aussi, la présence de nombreux os abrasés dont certains au stade maximal (3,98%) parmi les fossiles de l'assemblage Mursi concorde avec cette hypothèse. De même, l'état des fossiles, lesquels sont souvent fragmentaires et isolés, supporte l'hypothèse de l'origine fluviatile des sédiments (Lyman, 2008), tout comme la représentation faunique fait état de plusieurs animaux aquatiques (poissons), amphibiens (hippopotames, crocodiles) ou qui ont besoin constamment d'eau pour survivre, comme les éléphants et certains bovidés. Un enfouissement sous l'eau est lié à une meilleure

préservation des restes par rapport à la surface de la terre, où les carcasses sont détruites beaucoup plus rapidement par les agents de décomposition (Cáceres et al., 2012). Surtout dans le cas de l'assemblage Mursi où le lien à l'eau est particulièrement fort, donc, l'étude taphonomique permet de proposer que les os aient été enfouis dans l'eau, ce qui aurait accru la vitesse d'enfouissement et protégé les spécimens.

Cela étant dit, un enfouissement rapide peut cependant découler de nombreux contextes tels l'engorgement dans la boue et les cendres volcaniques, l'enfouissement par la végétation et sous l'eau ne constituant que les formes d'enfouissements les plus vraisemblables selon cette analyse (Anderson et Hobischak, 2004).

Dans cette optique, la présence de fossiles hominines dans le dépôt fossilifère Mursi demeure tout à fait plausible, considérant que la Formation Shungura est reconnue en paléoanthropologie pour ceux qu'elle a pu livrer et ce, même si aucune trace anthropique n'a été détectée sur les fossiles. Plusieurs hominines anciens sont retrouvés à la vallée de l'Omo et dans le bassin du lac Turkana : *Australopithecus anamensis*, *A. afarensis*, *Paranthropus aethiopicus*, *P. boisei* ainsi que *Kenyanthropus platyops*. Parmi les hominines correspondant le mieux aux limites temporelles de la Formation Mursi, on retrouve deux espèces d'australopithèques vivant aux abords du lac Turkana qui seraient également susceptibles d'être trouvés soit, *Australopithecus anamensis* (4,2-3,9 Ma) (Su, 2005) et *A. afarensis* (3,9-2,9 Ma) (Leakey et al., 1998). La formation géologique kényane Kanapoi a livré des fossiles de *A. anamensis* datés de 4,2 Ma, ce qui correspond à la période temporelle de la Formation Mursi (Kimbel, 1995). La reconstruction paléoenvironnementale pour Kanapoi propose un milieu en mosaïque, comme pour Mursi et le membre A de Shungura, quoique les conditions y soient généralement plus arides que pour ces deux collections. Pour approfondir davantage les possibilités de comparaison, il faudrait analyser l'assemblage de Kanapoi avec la méthode présentée dans ce mémoire.

## 5.6 Perspectives

En terminant, il convient de soulever de nouveau certains problèmes et limites liés à ce mémoire. D'abord, la taphonomie est une discipline complexe et qui requiert beaucoup de pratique, les stades auraient donc peut-être été attribués autrement par un chercheur plus expérimenté. À ce propos, l'établissement de nouvelles collections de référence taphonomiques (taphothèques) pour standardiser les observations et ainsi réduire le biais interobservateur apparaît nécessaire (Leakey et al., 1995). Il peut s'agir de collections découlant d'études actualistes ou de spécimens archéologiques et paléontologiques. À ce jour, il existe au moins une taphothèque, dirigée par P. Fosse (Brugal, 2006).

De plus, parmi les problèmes qui se sont présentés au cours de la collecte des données, mentionnons que la lecture des traces taphonomiques était difficile sur certains fossiles encore partiellement enduits de matrice minérale, laquelle obstruait les traces (ex. : # Y4-69, Y4-45). Une autre perte d'information est liée aux méthodes de collecte de ces fossiles. Les deux assemblages, en effet, résultent au moins en partie de récoltes de surface. Cette méthode est plus rapide et simple que la fouille paléontologique à proprement parler. Cependant, la provenance des spécimens est ainsi plus difficile à évaluer et demeure souvent imprécise. De même, les spécimens les moins volumineux, ou qui attirent moins l'attention ne sont pas toujours repérés (Njau, 2012). De plus, hormis les crânes, les mandibules et les dents complètes, les fossiles appartenant à la faune de grande taille (éléphantidés, rhinocerotidés et hippopotamidés) n'étaient pas systématiquement collectés à cause de contraintes logistiques, mais ils étaient comptabilisés dans une base informatique (Blob et al., 2007; Reitz et Wing, 1999). Ils n'ont évidemment pas pu être étudiés en matière de taphonomie.

Puis, il convient de souligner encore une fois la difficulté de comparer les dents et les restes postcrâniens, ainsi que de traiter les taxons indifféremment. Mais, les assemblages sont si petits que les restrictions sont nombreuses. Comme mentionné précédemment, une autre

source de biais importante est la multiplicité des équipes de fouilles, tant intra que interlocalités qui peut résulter en un échantillonnage différentiel. Alemseged et ses collègues (Alemseged, 2003) proposent de tester s'il y a des différences entre les types de fossiles amassés par l'équipe de fouille française et ceux récoltés par l'équipe américaine de la *Mission Scientifique de l'Omo*. Ces différences se sont révélées non significatives : les deux échantillons étaient similaires sur le plan de la composition et de la diversité taxonomique. Le biais de la multiplicité des équipes de recherche est donc sans doute moins important que l'on pourrait penser.

Mais, un problème majeur est sans doute la difficulté de cibler un phénomène taphonomique en particulier, car comme mentionné dans le premier chapitre, certains se recoupent. Par exemple, la digestion est présentée comme un agent distinct de l'action des carnassiers, même si ces deux agents sont généralement perpétrés par les mêmes acteurs. Aussi, certains spécimens sont tellement abrasés qu'ils éliminent les effets d'autres agents, par exemple de la météorisation ou l'abrasion. Également, un autre problème central est de déterminer ce qui constitue un agent à part entière. Par exemple, la digestion et l'action des carnivores sont associés, ce qui est d'ailleurs supporté par les valeurs de corrélation qui unissent ces deux agents, qui sont les plus élevées parmi toutes celles testées. Il est possible de remédier à ce genre de problème en faisant plus d'études actualistes, lesquelles permettraient de mieux cerner les rapports qui unissent les agents les uns aux autres ainsi qu'en vérifiant statistiquement le lien entre deux agents.

Ainsi, les études actualistes constituent une source d'information essentielle aux études taphonomiques. Celles en cours doivent être poursuivies et de nouvelles doivent être produites. Considérant que l'effet du temps est un facteur important en taphonomie, les études expérimentales requièrent parfois de se dérouler sur de nombreuses années (2007). Néanmoins, il importe d'avoir un regard critique par rapport à ce genre d'études. Certaines sont peu représentatives statistiquement, étant donné le petit nombre de sujets. Par exemple, une étude fréquemment citée sur la digestion des os par les humains utilise pourtant un seul sujet humain, qui consomme un seul individu animal (Andrews, 1995; Behrensmeyer et

Kidwell, 1985; Bunn, 1991; Karr et Outram, 2012). D'ailleurs, certains agents taphonomiques, pourtant largement reconnus, devraient faire l'objet d'un plus grand nombre d'articles, car leurs effets sont encore mal compris. C'est le cas notamment de l'action des racines et des insectes (Crandall et Stahl, 1995). Dans le cas des animaux, il faut faire plus d'études afin de reconnaître quels sont les prédateurs à l'aide du type de marques qu'ils produisent (Denys, 2002) et mieux cerner les actions derrière ces traces (décharner, dépouiller) (Pobiner, 2008). Enfin, idéalement, il faudrait définir des stades pour les agents taphonomiques qui ne sont évalués jusqu'à maintenant que par leur présence ou leur absence (piétinement, vermiculation, etc.). Cela permettrait de produire un portrait plus nuancé de la réalité taphonomique d'un assemblage.

Pour l'instant, les interprétations descriptives sont limitées en taphonomie. On favorise plutôt la comparaison interlocalité (Bunn, 1991). Pourtant, les comparaisons taphonomiques entre deux assemblages sont relativement peu nombreuses. Les études sont généralement restreintes à la comparaison de couches d'un même site, comme à Gran Dolina (Bar-Oz et Dayan, 2003), ou à la grotte de Scladina en Belgique (Fernandez-Jalvo et Andrews, 1992). Il est cependant vrai que quelques travaux proposent une comparaison intersites. Un article compare la taphonomie de trois sites du Plio-Pléistocène du bassin Guadix-Baza, à Grenade, en Espagne (Delaunoy et al., 2012) et une thèse, celle de sites néandertaliens (Alberdi et al., 2001).

Dans les mémoires et les thèses portant sur des restes fauniques, on retrouve généralement systématiquement une section sur la taphonomie, même s'il ne s'agit pas du sujet principal du document (Fabre, 2010). Il s'agit toutefois de cas exceptionnels parmi les écrits scientifiques, car il demeure relativement rare que les informations taphonomiques d'une collection soient systématiquement enregistrées lors de l'analyse des spécimens (ex.: Assefa, 2002; Fabre, 2010; Mallye, 2007; Njau, 2006; Su, 2005; Thompson, 2011). D'ailleurs, Binford (Madgwick et Mulville, 2011) écrivait il y a de cela presque trente ans : « (...) the taphonomic study of faunal remains must be integrated with our more traditional studies of tool assemblages and site locational data ».



Quant aux articles portant spécifiquement sur la taphonomie, les auteurs ne s'attardent qu'à l'action d'un seul agent dans la majorité des cas, l'exemple le plus connu étant sans doute celui de la météorisation (1985, p. 322). Si plusieurs textes scientifiques présentent néanmoins des descriptions de plusieurs phénomènes taphonomiques (Behrensmeyer, 1978), peu proposent des façons standardisées de les mesurer, c'est-à-dire quantitativement ou semi quantitativement (par stade). Évaluer les traces taphonomiques par stade n'est cependant pas entièrement novateur (ex.: Denys, 2002; Eberth et al., 2007) : les quelques exceptions à la règle sont recensées dans le troisième chapitre de ce mémoire (voir chapitre *Matériel et méthodes*). Toutefois, le nombre d'agent pris en compte pour ce mémoire est de loin inégalé. En fait, une méthode prenant en compte diverses composantes taphonomiques est proposée par Behrensmeyer (Hagemann, 2010). Quelques auteurs l'appliquent (1991). Cependant, cette méthode ne prend pas en compte tous les agents. En plus, elle y intègre diverses données sur la faune et sur le contexte (ex. : densité), la rendant plutôt complexe et, surtout, non applicable aux assemblages comme celui de Mursi, qui sont petits et pour lesquels on ne bénéficie pas de beaucoup de données spatiales.

## **5.7 Conclusion**

En conclusion, suite aux résultats présentés dans ce mémoire, il est clair que la taphonomie apporte aux archéologues et paléanthropologues des informations qu'ils ne pourraient obtenir autrement, notamment un portrait très local d'un assemblage, mais qu'il est aussi important d'utiliser une variété d'approches (isotopes stables, paléobotaniques, analyses fauniques, etc.), car les résultats ne concordent pas toujours (ex.: Sandrock et al., 2007). Devant une telle perspective, il ne faut pas rejeter les études taphonomiques, mais plutôt tenter d'en augmenter le caractère empirique.

Pour ce faire, il est impératif d'employer une nomenclature standardisée. Plusieurs auteurs en décrivent d'ailleurs le manque, (Alemseged, 2003) surtout dans le cas des carnivores à

cause de leur importance dans l'interprétation de l'assemblage fossile (Bunn, 1991; Lofthouse, 2003; Lyman, 1994b). À ce sujet, White (Kowalewski, 2002; Pobiner, 2008) écrivait : « It is essential that there be some uniformity in what is being recorded ». Il est possible de lier cette lacune au manque d'une méthode simple, qui pourrait être employée par tous et reproductible. Ce mémoire se veut un premier pas vers cet objectif. En effet, pour que la comparaison de deux assemblages soit possible, il faut que la même méthode soit employée pour les deux, comme ce qui a été fait pour ce mémoire. L'adoption d'une nomenclature standardisée permettrait les comparaisons à plus grande échelle. De cette façon, un très grand nombre de sites pourraient être comparés, mais, surtout, on pourrait facilement comprendre les données issues de recherches et d'auteurs différents, car elles seraient exprimées de la même manière. La comparaison de sites présentant des restes squelettiques d'hominidés avec ceux qui n'en présentent pas pourrait orienter les recherches paléoanthropologiques. Ainsi, une nomenclature standardisée permettrait que l'information que la taphonomie peut apporter soit maximisée, ce qui mènerait à une meilleure compréhension des conditions écologiques propres à l'histoire évolutive de notre lignée.

## Références

- Alberdi, M. a. T., Alonso, M. a. A., Azanza, B., & Morales, J. (2001). Vertebrate taphonomy in circum-lake environments: three cases in the Guadix-Baza Basin (Granada, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165, 1-26.
- Alcántara García, V., Barba Egido, R., Barral del Pino, J. M., Crespo Ruíz, A. B., Eiriz Vidal, A. I., Falquina Aparicio, Á., . . . Pérez Gil, M. (2006). Determinación de procesos de fractura sobre huesos frescos: un sistema de análisis de los ángulos de los planos de fracturación como discriminador de agentes bióticos. *Trabajos de prehistoria*, 63, 37-45.
- Alemseged, Z. (2003). An integrated approach to taphonomy and faunal change in the Shungura Formation (Ethiopia) and its implication for hominid evolution. *Journal of Human Evolution*, 44, 451-478.
- Alemseged, Z., Bobe, R., & Geraads, D. (2007). Comparability of fossil data and its significance for the interpretation of hominin environments. A case study in the lower Omo Valley, Ethiopia. Dans R. Bobe, Z. Alemseged & A. K. Behrensmeyer (Eds.), *Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence*, New York: Springer, 159-182.
- Alemseged, Z., Geraads, D., Coppens, Y., & Guillemot, C. (1996). Taphonomical and paleoenvironmental study of Omo-33, a Late Pliocene hominid locality of the Lower Omo basin, Ethiopia. *Revue de Paléobiologie*, 15, 339-347.
- Andersen, A. N. (1996). Fire ecology and management. Dans C. M. Finlayson & I. V. Oertzen (Eds.), *Landscape and vegetation ecology of the Kakadu region, northern Australia* Vol. 23), Amsterdam: Springer Netherlands, 179-195.
- Anderson, G., & Hobischak, N. (2004). Decomposition of carrion in the marine environment in British Columbia, Canada. *International journal of legal medicine*, 118, 206-209.
- Andrés, M., Gidna, A. O., Yravedra, J., & Domínguez-Rodrigo, M. (2012). A study of dimensional differences of tooth marks (pits and scores) on bones modified by small and large carnivores. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 4, 209-219.
- Andrews, P. (1990). *Owls, caves and fossils: predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*: University of Chicago Press.
- Andrews, P. (1995). Experiments in Taphonomy. *Journal of Archaeological Science*, 22, 147-153.
- Andrews, P., & Fernández-Jalvo, Y. (2012). How to Approach Perimortem Injury and Other Modifications. Dans L. S. Bell (Ed.), *Forensic Microscopy of Skeletal Tissues* Vol. 915), London, 191-225.
- Assefa, Z. (2002). *Investigations of faunal remains from Porc-Epic: A Middle Stone Age site in southeastern Ethiopia*. (PhD), State University of New York at Stony Brook, New York.
- Auguste, P. (1994). Actions climatiques et épidaupiques: synthèse générale: Actions climatique et édaphique. *Artefacts*, 9, 17-27.

- Avery, D. M. (2001). The Plio-Pleistocene vegetation and climate of Sterkfontein and Swartkrans, South Africa, based on micromammals. *Journal of Human Evolution*, 41, 113-132.
- Backwell, L. R., & d'Errico, F. (2001). Evidence of termite foraging by Swartkrans early hominids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 1358-1363.
- Backwell, L. R., Parkinson, A. H., Roberts, E. M., d'Errico, F., & Huchet, J.-B. (2012). Criteria for identifying bone modification by termites in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 337, 72-87.
- Bar-Oz, G., & Dayan, T. (2003). Testing the use of multivariate inter-site taphonomic comparisons: the faunal analysis of Hefzibah in its Epipalaeolithic cultural context. *Journal of Archaeological Science*, 30, 885-900.
- Bartosiewicz, L. (2008). Taphonomy and palaeopathology in archaeozoology. *Geobios*, 41, 69-77.
- Bartram, L. E. (1993). *An ethnoarchaeological analysis of Kua San (Botswana) bone food refuse*. (PhD), University of Wisconsin-Madison, Madison.
- Bedaso, Z. K., Wynn, J. G., Alemseged, Z., & Geraads, D. (2012). Dietary and palaeoenvironmental reconstruction using stable isotopes of herbivore tooth enamel from middle Pliocene Dikika, Ethiopia: Implication for Australopithecus habitat and food resources. *Journal of Human Evolution*, 61, 21-38.
- Beden, M. (1976). Proboscideans from Omo Group formations. Dans Y. Coppens, F. C. Howell, G. L. Isaac & M. G. Leakey (Eds.), *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin*, Chicago: University of Chicago Press, 233-262.
- Beden, M. (1981). *Les proboscidiens des grands gisements à hominidés plio-pléistocènes d'Afrique Orientale*. Paper presented at the Colloque Fondation Singer-Polignac, L'environnement des hominidés plio-pléistocènes, Liège.
- Behrensmeyer, A. K. (1975). The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 146, 473-578.
- Behrensmeyer, A. K. (1976). Lothagam Hill, Kanopoi, and Ekora: A General Summary of Stratigraphy and Faunas. Dans Y. Coppens, F. C. Howell, G. L. Isaac & R. E. F. Leakey (Eds.), *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin*, Chicago: Chicago University Press, 163-172.
- Behrensmeyer, A. K. (1978). Taphonomic and Ecologic Information from Bone Weathering. *Paleobiology*, 4, 150-162.
- Behrensmeyer, A. K. (1982). Time Resolution in Fluvial Vertebrate Assemblages. *Paleobiology*, 8, 211-227.
- Behrensmeyer, A. K. (1991). Terrestrial Vertebrate Accumulations. Dans P. A. Allison & D. E. Briggs (Eds.), *Taphonomy. Releasing the Data Locked in the Fossil Record*, New York and London: Plenum Press, 291-335.
- Behrensmeyer, A. K., Gordon, K. D., & Yanagi, G. T. (1986). Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. *Nature*, 319, 768-771.
- Behrensmeyer, A. K., & Kidwell, S. M. (1985). Taphonomy's Contributions to Paleobiology. *Paleobiology*, 11, 105-119.

- Behrensmeyer, A. K., & Miller, J. H. (2012). Building links between ecology and paleontology using taphonomic studies of recent vertebrate communities *Paleontology in Ecology and Conservation*: Springer, 69-91.
- Behrensmeyer, A. K., Western, D., & Boaz, D. E. D. (1979). New Perspectives in Vertebrate Paleoecology from a Recent Bone Assemblage. *Paleobiology*, 5, 12-21.
- Berryman, H. E. (2002). Disarticulation Pattern and Tooth Mark Artifacts Associated with Pig Scavenging of Human Remains: A Case Study. Dans W. D. Haglund & M. H. Sorg (Eds.), *Advances in Forensic Taphonomy. Method, Theory, and Archaeological Perspectives*, Boca Raton: CRC Press, 487-496.
- Berthet, J. (Ed.) (2006) Dictionnaire de biologie, 1re édition. Bruxelles: De Boeck & Larcier
- Binford, L. R. (1981). *Bones: ancient men and modern myths*. New York: Academic Press.
- Binford, L. R. (1984). *Faunal remains from Klasies River mouth*. New York: Academic Press.
- Binford, L. R. (1985). Human ancestors: changing views of their behavior. *Journal of anthropological archaeology*, 4, 292-327.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernández Peris, J., Cáceres, I., & Vergès, J. M. (2008). A new element of trampling: an experimental application on the Level XII faunal record of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 35, 1605-1618.
- Blob, R. W., Badgley, C., Rogers, R., Eberth, D., & Fiorillo, A. (2007). Numerical methods for bonebed analysis *Bonebeds: Genesis, Analysis and Paleobiological Significance*, Londres: University of Chicago Press, 333-396.
- Boaz, D. D. (1982). *Modern Riverine Taphonomy: its relevance to the interpretation of Plio-Pleistocene hominid paleoecology in the Omo basin, Ethiopia*. (Ph.D.), University of California, Berkeley, California.
- Boaz, N. T., & Behrensmeyer, A. K. (1976). Hominid taphonomy: transport of human skeletal parts in an artificial fluvial environment. *American Journal of Physical Anthropology*, 45, 53-60.
- Bobe, R. (1997). *Hominid environments in the Pliocene: An analysis of fossil mammals from the Omo Valley, Ethiopia*. (Ph.D.), University of Washington, Washington.
- Bobe, R. (2011). Fossil Mammals and Paleoenvironments in the Omo-Turkana Basin. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 20, 254-263.
- Bobe, R., Alemseged, Z., & Behrensmeyer, A. (2007). Approaches to the analysis of faunal change during the East African Pliocene Hominin Environments Dans R. Bobe, Z. Alemseged & A. K. Behrensmeyer (Eds.), *The East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence*, Amsterdam: Springer Netherlands, 1-24.
- Bobe, R., & Eck, G. G. (2001). Responses of African Bovids to Pliocene Climatic Change. *Paleobiology*, 27, 1-47.
- Bobe, R., & Leakey, M. G. (2009). Ecology of Plio-Pleistocene Mammals in the Omo-Turkana Basin and the Emergence of Homo. Dans F. E. Grines, R. E. Leakey & J. G. Fleagle (Eds.), *The First Humans : Origin and Early Evolution of the Genus*

- Homo, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*, Dordrecht: Springer, 173-184.
- Boisserie, J.-R., Delagnes, A., Beyene, Y., & Schuster, M. (2010). Reconstructing the African background to human expansions in Eurasia: New research in the Shungura Formation, Ethiopia. *Quaternary International*, 223, 426-428.
- Boisserie, J. R. (2005). The phylogeny and taxonomy of Hippopotamidae (Mammalia: Artiodactyla): a review based on morphology and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143, 1-26.
- Bonnefille, R., & Dechamps, R. (1983). Data on fossil flora. Dans J. de Heinzelin (Ed.), *The Omo Group. Archives of the International Omo Research Expedition*, 85 Ann., Sci. Géol., Teruven: Musée Royal de l'Afrique Centrale 191-207.
- Bonnefille, R., & Vincens, A. (1985). *Apport de la palynologie à l'environnement des hominidés d'Afrique orientale*. Paper presented at the Colloque Fondation Singer-Polignac, L'environnement des hominidés plio-pléistocènes, Paris.
- Bonnichsen, R. (1979). Pleistocene bone technology in the Beringian Refugium. *Mercury series: Archaeological Survey of Canada* 1-280.
- Brain, C. K. (1969). Hottentot food remains and their bearing on the interpretation of fossil bone assemblages. *Scientific Papers of the Namib Desert Research Station*, 39, 1-7.
- Brain, C. K. (1970). New finds at the Swartkrans australopithecine site. *Nature*, 225, 1112-1119.
- Brain, C. K. (1981). *The Hunters of the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy*. Chicago and London: Library of Congress Cataloging in Publication Data.
- Bromage, T. G., & Boyde, A. (1984). Microscopic criteria for the determination of directionality of cutmarks on bone. *American Journal of Physical Anthropology*, 65, 359-366.
- Brown, F. H., McDougall, I., & Gathogo, P. N. (2013). Age Ranges of Australopithecus Species, Kenya, Ethiopia, and Tanzania. Dans K. E. Reed, J. G. Fleagle & R. E. Leakey (Eds.), *The paleobiology of Australopithecus*, Amsterdam: Springer, 7-20.
- Brugal, J.-P. (2006). La taphonomie: des référentiels aux ensembles osseux fossiles. *Bulletin de la Société préhistorique française*, 103, 198-198.
- Bunn, H. T. (1983). Comparative analysis of modern bone assemblages from a San hunter-gatherer camp in the Kalahari Desert, Botswana, and from a spotted hyena den near Nairobi, Kenya. *Animals and archaeology*, 1, 143-148.
- Bunn, H. T. (1991). A taphonomic perspective on the archaeology of human origins. *Annual Review of Anthropology*, 20, 433-467.
- Butzer, K. W. (1969). Geological interpretations of two Pleistocene Hominid sites in Lowe Omo Basin. *Nature*, 222, 1133-1135.
- Butzer, K. W. (1976). The Mursi, Nkalabong, and Kibish Formations, Lower Omo Bassin, Ethiopia. Dans Y. Coppens, F. C. Howell, G. L. Isaac & R. E. F. Leakey (Eds.), *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin*, Chicago: University of Chicago Press, 12-23.

- Cáceres, I. (2002). *Tafonomía de yacimientos antrópicos en Karst. Complejo Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos), Vanguard Cave (Gibraltar) y Abric Romaní (Capellades, Barcelona)*. (PhD), Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.
- Cáceres, I., Bennàsar, M., Huguet, R., Rosell, J., Saladié, P., Allué, E., . . . Rodríguez-Hidalgo, A. (2012). Taphonomy of Level J of Abric Romaní. Dans C. i. Roura (Ed.), *High Resolution Archaeology and Neanderthal Behavior*, Eudald: Springer Netherlands, 159-185.
- Cáceres, I., Esteban-Nadal, M., Bennàsar, M., & Fernández-Jalvo, Y. (2011). Was it the deer or the fox? *Journal of Archaeological Science*, 38, 2767-2774.
- Cain, C. R. (2005). Using burned animal bone to look at Middle Stone Age occupation and behavior. *Journal of Archaeological Science*, 32, 873-884.
- Chavaillon, J. (1976). Evidence for the technical practices of early Pleistocene hominids, Shungura Formation, lower Omo Valley, Ethiopia *Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin*, Chicago: University of Chicago Press, 565-573.
- Conard, N. J., Walker, S. J., & Kandel, A. W. (2008). How heating and cooling and wetting and drying can destroy dense faunal elements and lead to differential preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 266, 236-245.
- Cooke, H. B. S. (1981). *Plio-pleistocene suidae in relation to African Hominid deposits*. Paper presented at the Colloque Fondation Singer-Polignac, L'environnement des hominidés plio-pléistocènes, L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène, Liège.
- Cooke, H. B. S. (2007). Stratigraphic variation in Suidae from Shungura Formation and some coeval deposits. Dans R. Bobe, Z. Alemseged & A. K. Behrensmeyer (Eds.), *Hominin Environments in the East African Pliocene: An Assessment of the Faunal Evidence*, Chicago: Springer, 107-127.
- Coombs, M. C., & Coombs, W. P., Jr. (1997). Analysis of the Geology, Fauna, and Taphonomy of Morava Ranch Quarry, Early Miocene of Northwest Nebraska. *Palaios*, 12, 165-187.
- Coppens, Y. (1975). L'Éthiopie à l'aube du Quaternaire. Les grands gisements de vertébrés de l'Omo et de l'Aouache. Dans É. d. c. n. d. l. r. scientifique (Ed.), *Actes du Colloque international C.N.R.S. sur "Problèmes actuels de Paléontologie: Évolution des vertébrés"* Vol. 218), Paris, 887-895.
- Coppens, Y. (1976). Introduction (Paleontology and Paleoecology section). Dans Y. Coppens, F. C. Howell, G. L. Isaac & R. E. F. Leakey (Eds.), *Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin : stratigraphy, paleoecology, and evolution*, Chicago: University of Chicago Press, 173-716.
- Coppens, Y., & Howell, F. C. (1985). *Travaux de l'expédition internationale de l'omo (Éthiopie)* (Vol. 1: Périssodactyles-Artiodactyles (Bovidae)). Paris: Cahiers de paléontologie et Travaux de paléontologie est-africaine (CNRS).
- Costamagno, S. (2002). Laboratory taphonomy—material loss and skeletal part profiles: the example of Saint-Germain-la-Rivière (Gironde, France). *Archaeometry*, 44, 495-504.

- Crandall, B. D., & Stahl, P. W. (1995). Human digestive effects on a micromammalian skeleton. *Journal of Archaeological Science*, 22, 789-797.
- d'Errico, F., Backwell, L., & Berger, L. (2001). Bone tool use in termite foraging by early hominids and its impact on our understanding of early hominid behaviour. *South African Journal of Science*, 97, 71-75.
- Dabbs, G. R., & Martin, D. C. (2013). Geographic Variation in the Taphonomic Effect of Vulture Scavenging: The Case for Southern Illinois. *Journal of Forensic Sciences*, 58, S20-S25.
- Darwent, C. M., & Lyman, R. L. (2002). Detecting the Postburial Fragmentation of Carpals, Tarsals, and Phalanges. Dans W. D. Haglund & M. H. Sorg (Eds.), *Advances in Forensic Taphonomy: Method, theory and archaeological perspectives*, Boca Raton: CRC Press, 356-377.
- Davis, K. L. (1985). *A taphonomic approach to experimental bone fracturing and its applications to several South African Pleistocene sites (Sea Harvest, Die Kelders, Klasies River Mouth, Swart Kilp)*. (PhD Ph.D.), State University of New York at Binghamton, New York.
- Davis, S. J. M. (1987). *The Archaeology of animals*. London: B.T. Batsford Ltd.
- de Heinzelin, J. (1983). *The Omo Group*. Paper presented at the Musée Royale de l'Afrique Central, Tervuren.
- de Heinzelin, J., Haesaerts, P., & Howell, F. (1976). Plio-Pleistocene formations of the lower Omo basin, with particular reference to the Shungura Formation. *Coppens et al* 24-49.
- de Heinzelin, J., Haesaerts, P., & Howell, F. C. (1976). Plio-Pleistocene Formations of the Lower Omo Basin, with Particular Reference to the Shungura Formation. Dans Y. Coppens, F. C. Howell, G. L. Isaac & R. E. F. Leakey (Eds.), *Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin : stratigraphy, paleoecology, and evolution*, Chicago: University of Chicago Press, 24-49.
- Dechamps, R., & Maes, F. (1981). *Essai de reconstitution des climats et des végétations de la basse vallée de l'Omo au plio-pléistocène à l'aide de bois fossiles*. Paper presented at the Colloque Fondation Singer-Polignac, L'environnement des hominidés plio-pléistocènes, L'environnement des hominidés au plio-pléistocène., Liège.
- Delaunois, É., Abrams, G., Bonjean, D., Di Modica, K., & Pirson, S. (2012). Altération différentielle des ossements de l'ensemble sédimentaire 4A de la grotte Sladina (Andenne, B). *Notae Praehistoricae*, 32, 5-18.
- deMenocal, P. B. (2004). African climate change and faunal evolution during the Pliocene–Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters*, 220, 3-24.
- Denys, C. (2002). Taphonomy and experimentation. *Archaeometry*, 44, 469-484.
- Dodson, J., & Macphail, M. (2004). Palynological evidence for aridity events and vegetation change during the Middle Pliocene, a warm period in Southwestern Australia. *Global and Planetary Change*, 41, 285-307.
- Domínguez-Rodrigo, M., de Juana, S., Galán, A. B., & Rodríguez, M. (2009). A new protocol to differentiate trampling marks from butchery cut marks. *Journal of Archaeological Science*, 36, 2643-2654.



- Domínguez-Rodrigo, M., Pickering, T. R., & Bunn, H. T. (2010). Configurational approach to identifying the earliest hominin butchers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 20929-20934.
- Domínguez-Rodrigo, M., Pickering, T. R., & Bunn, H. T. (2012). Experimental study of cut marks made with rocks unmodified by human flaking and its bearing on claims of ~ 3.4-million-year-old butchery evidence from Dikika, Ethiopia. *Journal of Archaeological Science*, 39, 205-214.
- Domínguez - Solera, S., & Domínguez - Rodrigo, M. (2009). A taphonomic study of bone modification and of tooth - mark patterns on long limb bone portions by suids. *International Journal of Osteoarchaeology*, 19, 345-363.
- Drapeau, M. S. M., & Bobe, R. (2010). Renewed work in the Mursi formation. *American Journal of Physical Anthropology*, supp. 51, 96.
- Drapeau, M. S. M., Bobe, R., Wynn, J. G., Campisano, C. J., & Geraads, D. (2013). *Paleontology of the Mursi Formation, Lower Omo Valley, Ethiopia*. Paper presented at the Meetings of the Paleoanthropology Society, Honolulu.
- Dupré, J. (1999). Are whales fish. Dans L. M. Douglas & S. Atran (Eds.), *Folkbiology*, USA: MIT Press, 461-476.
- Eberth, D. A., Rogers, R. R., & Fiorillo, A. R. (2007). A Practical Approach to the Study of Bonebeds. Dans D. A. Eberth, R. R. Rogers & A. R. Fiorillo (Eds.), *Bonebeds. Genesis, Analysis, Paleobiological Significance*, Chicago: The University of Chicago Press.
- Echassoux, A. (2001). *Etude paléoécologique, taphonomique et archéozoologique des faunes de grands mammifères des la grotte du vallonet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes*. (PhD), Museum national d'histoire naturelle, Paris.
- Eck, G. (2007). The effects of collection strategy and effort on faunal recovery *Hominin environments in the East African Pliocene: An assessment of the faunal evidence*, Amsterdam: Springer Netherlands, 183-215.
- Efremov, I. A. (1940). Taphonomy: a new branch of paleontology. *Pan-American Geologist*, 74, 81-93.
- Eizirika, E., & Murphyc, W. J. (2009). Carnivores (Carnivora). Dans S. B. Hedges & S. Kumar (Eds.), *The timetree of life*, London: Oxford University Press, 504-507.
- Ericson, J. E., Sullivan, C. H., & Boaz, N. (1981). Diets of Pliocene mammals from Omo, Ethiopia, deduced from carbon isotopic ratios in tooth apatite. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36, 69-73.
- Fabre, M. (2010). *Environnement et subsistance au Pleistocène supérieur dans l'Est de la France. Etudes ostéologiques de la Baume de Gigny (Jura), Vergisson II (Saône et Loire) et Oetrange (Luxembourg)*. (PhD), Université de Provence, Aix-en-Provence.
- Feibel, C. S. (2011). A geological history of the Turkana Basin. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 20, 206-216.
- Feibel, C. S., Brown, F. H., & McDougall, I. (1989). Stratigraphic context of fossil hominids from the Omo group deposits: Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, 78, 595-622.

- Fejfar, O., & Kaiser, T. M. (2005). Insect bone-modification and paleoecology of Oligocene mammal-bearing sites in the Doupov Mountains, northwestern Bohemia. *Palaeontologia Electronica*, 8, 1-11.
- Fernández, F. J., del Papa, L. M., Moreira, G. J., Prates, L., & De Santis, L. J. M. (2011). Small mammal remains recovered from two archaeological sites in the middle and lower Negro River valley (Late Holocene, Argentina): Taphonomic issues and paleoenvironmental implications. *Quaternary International*, 245, 136-147.
- Fernandez-Jalvo, Y., & Andrews, P. (1992). Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, 19, 407-428.
- Fernandez-Lopez, S. (1995). Taphonomie et interprétation des paléoenvironnements. *Geobios*, 28, 137-154.
- Ferretti, M., & Croitor, R. (2001). *Functional morphology and ecology of Villafranchian Proboscideans from Central Italy*. Paper presented at the The World of Elephants, Proceedings of the 1st International Congress, Rome.
- Finks, R. M. (1979). Fossils and fossilization. Dans R. W. Fairbridge & D. Jablonski (Eds.), *The Encyclopedia of paleontology*, New York: Dowden, Hutchinson & Ross ; distributed by Academic Press, 327-332.
- Fiorillo, A. R. (1988). Taphonomy of Hazard Homestead Quarry (Ogallala Group), Hitchcock County, Nebraska. *Rocky Mountain Geology*, 26, 57-97.
- Fiorillo, A. R. (1989). An Experimental Study of Trampling: Implications for the Fossil Record. Dans R. Bonnicksen & M. H. Sorg (Eds.), *Bone Modification*, Orono: Center for the Study of the first Americans, 61-71.
- Fisher, J. (1995). Bone surface modifications in zooarchaeology. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 2, 7-68.
- Foucault, A., & Raoult, J. F. (Eds.). (1995) Dictionnaire de géologie, 4e édition. Masson: DUONO.
- Fourvel, J.-B. (2012). *Hyénidés modernes et fossiles d'Europe et d'Afrique: taphonomie comparée de leurs assemblages osseux*. (PhD), Université de Toulouse Le Mirail, Toulouse.
- Franz-Odenaal, T. (2001). Environmental stress five million years ago on the West Coast of South Africa? *Science in Africa: Africa's First On-Line Science Magazine*.
- Gentry, A. W. (1981). *Pliocene and Pleistocene bovidae in Africa*. Paper presented at the Colloque Fondation Singer-Polignac, L'environnement des hominidés plio-pléistocènes, L'environnement des hominidés au Plio-Pléistocène, Liège.
- Geraads, D. (2005). Pliocene Rhinocerotidae (Mammalia) from Hadar and Dikika (Lower Awash, Ethiopia), and a revision of the origin of modern African rhinos. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25, 451-461.
- Gifford-Gonzalez, D. (1989). Modern analogues: developing an interpretive framework *Bone modification*, Orono: Center for the Study of the First Americans, 43-52.
- Gifford-Gonzalez, D. (1991). Bones are not Enough: Analogues, Knowledge, and Interpretative Strategies in Zooarchaeology. *Journal of anthropological archaeology*, 10, 215-254.
- Gilbert, B. M. (1980). *Mammalian Osteology*. Columbia: Missouri Archaeology Society.
- Gilchrist, R., & Mytum, H. C. (1986). Experimental archaeology and burnt animal bone from archaeological sites. *Circaea*, 4, 29-38.

- Glikson, A. (2012). A Fire Species, An essay in honor of Carl Sagan, 2013, from Thegenerator.com.au
- Gordon, B. C. (1976). Antler pseudo-tools made by caribou. Dans J. S. Raymond, B. Loveseth, C. Arnold & C. Reardon (Eds.), *Primitive Art and Technology*, Calgary: Archaeological Association, Dept. of Archaeology, University of Calgary, 121-128.
- Gordon, I. J., & Illius, A. W. (1994). The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia*, 98, 167-175.
- Gowlett, J. A., & Wrangham, R. W. (2013). Earliest fire in Africa: towards the convergence of archaeological evidence and the cooking hypothesis. *Azania: Archaeological Research in Africa*, 48, 5-30.
- Guérin, C., & Faure, M. (2002). Les grands mamifères. Dans J.-C. Miskovsky (Ed.), *Géologie de la préhistoire: méthodes, techniques, applications* 2e ed., Paris: Association pour l'étude de l'environnement géologique de la préhistoire, 859-887.
- Guillemot, C. (1997). Recherches paléoanthropologiques dans la basse vallée de l'Omo. *Bulletin de la maison des études éthiopiennes*, 2, 69-78.
- Hagemann, S. I. (2010). *Paleoecology and Taphonomy of a Hominid-bearing site: Locality 261-1, Allia Bay, Kenya*. (M.A.), Rutgers, New Jersey.
- Haileab, B., Brown, F. H., McDougall, I., & Gathogo, P. N. (2004). Gombe Group basalts and initiation of Pliocene deposition in the Turkana depression, northern Kenya and southern Ethiopia. *Geological Magazine*, 141, 41-53.
- Halls, L. K. (1984). What do deer eat and why. *Wildlife Management Handbook*, 2, 11-17.
- Haynes, G. (1980). Evidence of Carnivore Gnawing on Pleistocene and Recent Mammalian Bones. *Paleobiology*, 6, 341-351.
- Haynes, G. (1983). A Guide for Differentiating Mammalian Carnivore Taxa Responsible for Gnaw Damage to Herbivore Limb Bones. *Paleobiology*, 9, 164-172.
- Haynes, G., & Stanford, D. (1984). On the possible utilization of Camelops by early man in North America. *Quaternary Research*, 22, 216-230.
- Hedges, R. E. M. (2002). Bone diagenesis: an overview of processes. *Archaeometry*, 44, 319-328.
- Hernández Fernández, M., & Vrba, E. S. (2006). Plio-Pleistocene climatic change in the Turkana Basin (East Africa): Evidence from large mammal faunas. *Journal of Human Evolution*, 50, 595-626.
- Hill, A. P. (1988). Early postmortem damage to the remains of some contemporary East African mammals. Dans A. K. Behrensmeyer & A. P. Hill (Eds.), *Fossils in the making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*, Chicago: Chicago Press, 131-152.
- Hillson, S. (2005). *Teeth*. New York: Cambridge University Press.
- Hunt Jr, R. M. (1978). Depositional setting of a Miocene mammal assemblage, Sioux County, Nebraska (USA). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 24, 1-52.
- Hunt Jr, R. M. (1990). Taphonomy and sedimentology of Arikaree (lower Miocene) fluvial, eolian, and lacustrine paleoenvironments, Nebraska and Wyoming: a

- paleobiota entombed in fine-grained volcanoclastic rocks. *Geological Society of America Special Paper*, 244, 69-111.
- Janis, C. (1984). The use of fossil ungulate communities as indicators of climate and environment. *Geological journal, Special Issue*, 85-104
- Johnson, E. (1985). Current Developments in Bone Technology. *Advances in archaeological method and theory*, 8, 157-235.
- Johnson, R. G. (1957). Experiments on the burial of shells. *The Journal of Geology*, 65, 527-535.
- Kaiser, T. M. (2000). Proposed Fossil Insect Modification to Fossil Mammalian Bone from Plio-Pleistocene Hominid-Bearing Deposits of Laetoli (Northern Tanzania). *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 693-700.
- Karr, L. P., & Outram, A. K. (2012). Bone degradation and environment: Understanding, assessing, and conducting archaeological experiments using modern animal bones. *International Journal of Osteoarchaeology*.
- Kierdorf, U. (1994). A further example of long-bone damage due to chewing by deer. *International Journal of Osteoarchaeology*, 4, 209-213.
- Kimbel, W. (1995). Hominid speciation and Pliocene climatic change. Dans E. Vrba, G. Denton, T. Partridge & L. Burckle (Eds.), *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins*, New Haven: Yale University Press, 425-437.
- Kitching, J. (1963). *Bone, tooth and horn tools of palaeolithic man; an account of the osteodontokeratic discoveries in Pin Hole Cave, Derbyshire*. Manchester: Manchester University Press.
- Kolska Horwitz, L. (1990). The origin of partially digested bones recovered from archaeological contexts in Israel. *Paléorient*, 16, 97-106.
- Kowalewski, M. (2002). The fossil record of predation: an overview of analytical methods. *Paleontological Society Papers*, 8, 3-42.
- Kullmer, O., Sandrock, O., Viola, T. B., Hujer, W., Said, H., & Seidler, H. (2008). Suids, elephantoids, paleochronology, and paleoecology of the Pliocene hominid site Galili, Somali Region, Ethiopia. *Palaos*, 23, 452-464.
- Lam, Y. M., Chen, X., Marean, C. W., & Frey, C. J. (1998). Bone Density and Long Bone Representation in Archaeological Faunas: Comparing Results from CT and Photon Densitometry. *Journal of Archaeological Science*, 25, 559-570.
- Landt, M. J. (2007). Tooth marks and human consumption: ethnoarchaeological mastication research among foragers of the Central African Republic. *Journal of Archaeological Science*, 34, 1629-1640.
- Laroulandie, V. (2004). *Exploitation des ressources aviaires durant le Paléolithique en France: bilan critique et perspectives*. Paper presented at the Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires, Antibes.
- Leakey, M. G., Feibel, C. S., McDougall, I., & Walker, A. (1995). New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, 376, 565-571.
- Leakey, M. G., Feibel, C. S., McDougall, I., Ward, C., & Walker, A. (1998). New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. *Nature*, 393, 62-66.

- Levin, N. E., Quade, J., Simpson, S. W., Semaw, S., & Rogers, M. (2004). Isotopic evidence for Plio-Pleistocene environmental change at Gona, Ethiopia. *Earth and Planetary Science Letters*, 219, 93-110.
- Lofthouse, S. E. (2003). *A taphonomic treatment of Thule zooarchaeological materials from Diana Bay, Nunavik (Arctic Quebec)*. (PhD), McGill University Montréal.
- Lyman, R. L. (1984). Bone density and differential survivorship of fossil classes. *Journal of anthropological archaeology*, 3, 259-299.
- Lyman, R. L. (1994a). Quantitative Units and Terminology in Zooarchaeology. *American Antiquity*, 59, 36-71.
- Lyman, R. L. (1994b). *Vertebrate taphonomy*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lyman, R. L. (2008). *Quantitative paleozoology* (Vol. 22). Cambridge: Cambridge University Press.
- Lyman, R. L. (2010). What Taphonomy Is, What it Isn't, and Why Taphonomists Should Care about the Difference. *Journal of Taphonomy*, 8, 1-16.
- Madgwick, R., & Mulville, J. (2011). Investigating Variation in the Prevalence of Weathering in Faunal Assemblages in the UK: A Multivariate Statistical Approach. *International Journal of Osteoarchaeology*.
- Mallye, J.-B. (2007). *Les restes de blaireau en contexte archéologique: taphonomie, archéozoologie et éléments de discussion des séquences préhistoriques*. (PhD), Université Bordeaux I, Bordeaux.
- Manthi, F. (2008). The taphonomy of the Pliocene microfauna from Kanapoi, north-western Kenya. *Journal of Taphonomy*, 6, 41-66.
- Marean, C. W. (1991). Measuring the postdepositional destruction of bone in archaeological assemblages. *Journal of Archaeological Science* 18, 677-694.
- Marean, C. W., Abe, Y., Frey, C. J., & Randall, R. C. (2000). Zooarchaeological and taphonomic analysis of the Die Kelders Cave 1 Layers 10 and 11 Middle Stone Age larger mammal fauna. *Journal of Human Evolution*, 38, 197-233.
- Marean, C. W., & Spencer, L. M. (1991). Impact of Carnivore Ravaging on Zooarchaeological Measures of Element Abundance. *American Antiquity*, 56, 645-658.
- Marshall, L. G. (1989). Bone Modification and "The Laws of Burial". Dans R. Bonnichsen & M. H. Sorg (Eds.), *Bone Modification*, Orono: Center for the Study of the first Americans.
- Martin, H. (1907). Présentation d'ossements utilisés de l'époque moustérienne. *Bulletin de la Société préhistorique de France*, 4, 269-277.
- Martin, R. E. (1999). *Taphonomy: a process approach* (Vol. 4): Cambridge University Press.
- Matthews, T. (2002). South African micromammals and predators: some comparative results. *Archaeometry*, 44, 363-370.
- McDougall, I., Brown, F. H., Vasconcelos, P. M., Cohen, B. E., Thiede, D. S., & Buchanan, M. J. (2012). New single crystal  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  ages improve time scale for deposition of the Omo Group, Omo-Turkana Basin, East Africa. *Journal of the Geological Society*, 169, 213-226.

- McPherron, S. P., Alemseged, Z., Marean, C. W., Wynn, J. G., Reed, D., Geraads, D., . . . Béarat, H. A. (2010). Evidence for stone-tool-assisted consumption of animal tissues before 3.39 million years ago at Dikika, Ethiopia. *Nature*, 466, 857-860.
- Millard, A. (2001). The deterioration of bone. Dans A. M. Pollard & D. R. Brothwell (Eds.), *Handbook of Archaeological Sciences*, New York: Wiley, 633-643.
- Miller, G. J. (1975). A Study of Cuts, Grooves, and Other Marks on Recent and Fossil Bone. Dans E. H. J. Swanson (Ed.), *Lithic Technology: Making and Using Stone Tools*, Chicago: Mouton Publishers, 211-228.
- Montalvo, C. I., Pessino, M. E. M., & González, V. H. (2007). Taphonomic analysis of remains of mammals eaten by pumas (*Puma concolor* Carnivora, Felidae) in central Argentina. *Journal of Archaeological Science*, 34, 2151-2160.
- Morlot, A. (1861). *General views on archaeology (traduit par Philip Harry)*. Princeton: Congressional globe office.
- Mottershead, D. N., Baily, B., Collier, P., & Inkpen, R. J. (2003). Identification and quantification of weathering by plant roots. *Building and Environment*, 38, 1235-1241.
- Munson, P. J., & Garniewicz, R. C. (2003). Age-mediated survivorship of ungulate mandibles and teeth in canid-ravaged faunal assemblages. *Journal of Archaeological Science*, 30, 405-416.
- Myers, T. P., Voorhies, M. R., & Corner, R. G. (1980). Spiral Fractures and Bone Pseudotools at Paleontological Sites. *American Antiquity*, 45, 483-490.
- Nicholson, R. (2001). Taphonomic investigations. Dans A. M. Pollard & D. R. Brothwell (Eds.), *Handbook of Archaeological Sciences*, New York: Wiley, 179-190.
- Njau, J. K. (2006). *The relevance of crocodiles to Oldowan hominin paleoecology at Olduvai Gorge, Tanzania*. (PhD), Rutgers State University, New Brunswick.
- Njau, J. K. (2012). Reading Pliocene Bones. *Science*, 336, 46-47.
- Njau, J. K., & Blumenshine, R. J. (2006). A diagnosis of crocodile feeding traces on larger mammal bone, with fossil examples from the Plio-Pleistocene Olduvai Basin, Tanzania. *Journal of Human Evolution*, 50, 142-162.
- Olive, F. (2006). Évolution des grands Carnivores au Plio Pléistocène en Afrique et en Europe occidentale. *L'Anthropologie*, 110, 850-869.
- Olsen, S. L., & Shipman, P. (1988). Surface Modification on Bone: Trampling versus Butchery. *Journal of Archaeological Science*, 15, 535-553.
- Olson, E. C. (1952). The evolution of a Permian vertebrate chronofauna. *Evolution*, 6, 181-196.
- Olson, E. C. (1958). *Fauna of the Vale and Choza: 14, Summary, Review, and Integration of the Geology and the Faunas*. Chicago: Chicago Natural History Museum.
- Patou-Mathis, M. (1994). Archéozoologie des niveaux moustériens et aurignaciens de la grotte Tournal à Bize (Aude). *Gallia préhistoire*, 36, 1-64.
- Phoca-Cosmetatou, N. (2002). Bone and Food Procurement Strategies. Dans T. O'Connor (Ed.), *Biosphere to Lithosphere. New studies in vertebrate taphonomy*, Oxford: Oxbow Books.
- Pobiner, B. (2008). Paleoecological information in predator tooth marks. *Journal of Taphonomy*, 6, 373-397.

- Poplin, F., Brunaux, J. L., & Méniel, P. (1985). Les Gaulois dépecés de Gournay-Sur-Aronde. *Revue archéologique de Picardie (Numéro spécial)*, 4, 147-164.
- Potts, R. (1986). Temporal Span of Bone Accumulations at Olduvai Gorge and Implications for Early Hominid Foraging Behavior. *Paleobiology*, 12, 25-31.
- Potts, R. (2003). Early human predation. Dans J. D. Kelly, M. Kowalewski & T. A. Hansen (Eds.), *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*, New York: Springer, 359-376.
- Potts, R., & Shipman, P. (1981). Cutmarks made by stone tools on bones from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*, 291, 577-580.
- Reed, K. E. (1996). *The paleoecology of Makapansgat and other African Plio-Pleistocene hominid localities*. (PhD Ph.D.), State University of New York at Stony Brook, New York.
- Reed, K. E. (1997). Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 32, 289-322.
- Reed, K. E., & Rector, A. L. (2007). African Pliocene Paleoecology. Dans P. S. Ungar (Ed.), *Evolution of the Human Diet*, New York: Oxford University Press, 262-288.
- Reeves, N. M. (2009). Taphonomic Effects of Vulture Scavenging. *Journal of Forensic Sciences*, 54, 523-528.
- Reitz, E. J., & Wing, E. S. (1999). *Zooarchaeology*: Cambridge University Press.
- Reynolds, S. C. (2007). Mammalian body size changes and Plio-Pleistocene environmental shifts: implications for understanding hominin evolution in eastern and southern Africa. *Journal of Human Evolution*, 53, 528-548.
- Robert, I., & Vigne, J.-D. (2002). The Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) as an Accumulator of Archaeological Bones. Late Glacial Assemblages and Present-day Reference Data in Corsica (Western Mediterranean). *Journal of Archaeological Science*, 29, 763-777.
- Saladié, P., Rodríguez-Hidalgo, A., Díez, C., Martín-Rodríguez, P., & Carbonell, E. (2012). Range of bone modifications by human chewing. *Journal of Archaeological Science*, 40, 380-397.
- Sandrock, O., Kullmer, O., Schrenk, F., Juwayeyi, Y., & Bromage, T. (2007). Fauna, taphonomy, and ecology of the Plio-Pleistocene Chiwondo Beds, northern Malawi *Hominin environments in the East African Pliocene: An assessment of the faunal evidence*, New York: Springer, 315-332.
- Scherrer, B. (2007). *Biostatistique: volume 1, 2e édition*. Montréal: Chenelière éducation.
- Schietzelt, R. (2008). The Animals of Harper College: A Key to Their Identification Retrieved 15 août 2013, from <http://www.harpercollege.edu/ls-hs/bio/dept/guide/>
- Semaw, S., Renne, P., Harris, J., Feibel, C. S., Bernor, R., Fesseha, N., & Mowbray, K. (1997). 2.5-million-year-old stone tools from Gona, Ethiopia. *Nature*, 385, 333-336.
- Shahack-Gross, R., Bar-Yosef, O., & Weiner, S. (1997). Black-coloured bones in Hayonim Cave, Israel: differentiating between burning and oxide staining. *Journal of Archaeological Science*, 24, 439-446.
- Shipman, P. (1981). *Life History of a Fossil*. Cambridge Harvard University Press.

- Shipman, P., Bosler, W., Davis, K. L., Behrensmeyer, A. K., Dunbar, R. I. M., Groves, C. P., . . . Stucky, R. K. (1981). Butchering of Giant Geladas at an Acheulian Site [and Comments and Reply]. *Current Anthropology*, 22, 257-268.
- Shipman, P., Foster, G., & Schoeninger, M. (1984). Burnt bones and teeth: an experimental study of color, morphology, crystal structure and shrinkage. *Journal of Archaeological Science*, 11, 307-325.
- Shipman, P., & Rose, J. (1983). Early hominid hunting, butchering, and carcass-processing behaviors: approaches to the fossil record. *Journal of anthropological archaeology*, 2, 57-98.
- Sillen, A. (1986). Biogenic and Diagenetic Sr/Ca in Plio-Pleistocene Fossils of the Omo Shungura Formation. *Paleobiology*, 12, 311-323.
- Souron, A., Balasse, M., & Boisserie, J. R. (2012). Intra-tooth isotopic profiles of canines from extant Hippotamus amphibius and late Pliocene hippopotamids (Shungura Formation, Ethiopia): Insights into the seasonality of diet and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 342-343, 97-110.
- Stewart, K. M. (1995). A Late Miocene Fish Fauna from Lothagam, Kenya. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14, 592-594.
- Stiner, M. C., Kuhn, S. L., Weiner, S., & Bar-Yosef, O. (1995). Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological bone. *Journal of Archaeological Science*, 22, 223-237.
- Stiner, M. C., Munro, N. D., & Montserrat, S. (2012). Carcass damage and digested bone from mountain lions (*Felis concolor*): implications for carcass persistence on landscapes as a function of prey age. *Journal of Archaeological Science*, 39, 896-907.
- Su, D. F.-S. (2005). *The paleoecology of Laetoli, Tanzania: Evidence from the mammalian fauna of the Upper Laetoli Beds*. (PhD Ph.D.), New York University, New York.
- Sutcliffe, A. J. (1973). Similarity of bones and antlers gnawed by deer to human artifacts. *Nature*, 246, 428-430.
- Sutcliffe, A. J. (1970). Spotted hyaena: crusher, gnawer, digester and collector of bones. *Nature*, 227, 1110-1113.
- Symons, R. (2004). Digital photodensitometry: a reliable and accessible method for measuring bone density. *Journal of Archaeological Science*, 31, 711-719.
- Tappen, N. (1969). The relationship of weathering cracks to split - line orientation in bone. *American Journal of Physical Anthropology*, 31, 191-197.
- Thiébaud, C., Coumont, M.-P., & Averbouh, A. (2010). *L'approche taphonomique: une nécessité en archéologie*. Paper presented at the XVIe congrès international de l'UISPP, Lisbonne.
- Thompson, A. (2011). *A zooarchaeological analysis of a late Dorset faunal assemblage from the KcFs-2 site (Nunavik, Quebec)*. (M.Sc.), Université de Montréal, Montréal.
- Thompson, C. E. L., Ball, S., Thompson, T. J. U., & Gowland, R. (2011). The abrasion of modern and archaeological bones by mobile sediments: the importance of transport modes. *Journal of Archaeological Science*, 38, 784-793.
- Toots, H. (1965). Sequence of disarticulation in mammalian skeletons. *Rocky Mountain Geology*, 4, 37-39.



- Trapani, J. (2008). Quaternary fossil fish from the Kibish Formation, Omo Valley, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, 55, 521-530.
- Varricchio, D. J. (2001). Gut contents from a Cretaceous Tyrannosaurid: Implications for Theropod Dinosaur digestive tracts. *Journal of Paleontology*, 75, 401-406.
- Villa, P., & Mahieu, E. (1991). Breakage patterns of human long bones. *Journal of Human Evolution*, 21, 27-48.
- Voorhies, M. R. (1969). Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. *Contributions in Geology, Special Paper No.1*.
- Walker, J. D., Geissman, J. W., Bowring, S. A., & Babcock, L. E. (2013). The Geological Society of America Geologic Time Scale. *Geological Society of America Bulletin*, 125, 259-272.
- Weigelt, J. (1989). *Recent vertebrate carcasses and their paleobiological implications (traduit de l'édition allemande (Leipzig, 1927) par Judith Shaefer)*. Chicago: University of Chicago Press.
- Werdelin, L., & Lewis, M. E. (2005). Plio-Pleistocene Carnivora of eastern Africa: species richness and turnover patterns. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 144, 121-144.
- Wesselman, H. B. (1984). *The Omo micromammals: systematics and paleoecology of early man sites from Ethiopia*. New York: Karger
- White, T. D. (1992). *Prehistoric cannibalism at Mancos 5MTUMR-2346*. Princeton: Princeton University Press
- Williams, J. P. (2003). Bones of Comprehension. . Dans P. H. Kelley, M. Kowalewski & T. A. Hansen (Eds.), *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*, New York: Springer, 341-358.
- Winder, I. C. (2012). Looking for problems: A systems approach to hominin palaeocommunities from Plio-Pleistocene Africa. *International Journal of Osteoarchaeology*, 22, 460-493.
- Yravedra, J. (2009). Taphonomic perspective in the upper Pleistocene of the Iberian Peninsula. *Anthropologie*, 47, 7-32.
- Zeigler, K. E., Heckert, A. B., & Lucas, S. G. (2005). *Taphonomic analysis of a fire-related Upper Triassic vertebrate fossil assemblage from North-Central New Mexico*. Paper presented at the New Mexico Geological Society, 56th Field Conference Guidebook, Geology of the Chama Basin, Chama-Ghost.

Annexe 1 : Définition des termes de la colonne Végétation du tableau 2.1  
(Berthet, 2006; Bobe et Eck, 2001)

Terme	Définition
Forêt (woodland)	Milieu dominé par les arbres
Prairie (grassland)	Milieu dominé par l’herbage
Milieu ouvert	Milieu à densité végétale relativement faible (prairie, berge)
Forêt-galerie	Forêt en bande qui longe un cours d’eau
Berge	Indique que le taxon vit en bordure de l’eau
Feuillage	Indique une préférence alimentaire du taxon (forêt, savane, etc.)
Savane	Prairie où la pluie est saisonnière et l’herbe est régularisée par le broutage
Buissons (bushland)	Milieu dominé par les buissons, donc relativement ouvert

## Annexe 2 : Explication de la fiche d'enregistrement

Ce fichier, dont les premières colonnes sont inspirées de celles des catalogues de faunes du Musée National d'Addis-Abeba, a été créé pour les besoins de cette étude.

Chaque rangée correspond à un spécimen.

Le tableau original, en format *excel*, comprenait également les numéros de photos, la couleur (selon le code Munsell (1992, p. 106)), les mesures de base (largeur, longueur et épaisseur) des spécimens ainsi que des commentaires. Ces sections ne sont pas présentées ici par soucis de concision, mais elles sont disponibles sur demande.

Les colonnes sont, dans l'ordre :

Titre de la colonne	Explication	Code utilisé
No	Numéro de spécimen tel qu'il apparaît sur l'ossement ou la dent	N/A
Taxa	Nom latin du taxon	Nom complet
Élém	Nom de l'élément anatomique	Aucun code n'a été utilisé (nom complet), hormis pour les dents :  U=Upper  L=lower  M=molar  P=premolar  C= canine  I=incisor

		Et les métapodes : MTC= métacarpe MTT= métatarse
Côté	Côté de l'élément	U=Unpaired  L=Left  R=Right  I= Inderterminate
Abras	Abrasion	0/1/2/3*
Carniv	Carnivores	0* 1-puncture/pitting/scoring/furrowing
Rong	Rongeurs	0/1/2/3*
Herbi	Herbivores	0/1/2/3*
Insec	Insectes	0/1*
Piéti	Piétinement	0/1*
Fract	Fracturation	0/1a-g*
Vermi	Vermiculation	0/1*
Météo	Météorisation	0/1/2/3/4/5*
Combu	Combustion	0/1/2*
Diges	Digestion	0/1/2/3/4/5*
Disso	Dissolution	0/1/2*

\*Voir tableau 3.2 pour les références associées à ces codes

Annexe 3 : Données brutes, Formation Mursi (en ordre de no. de spécimen)

No.	Taxa	Élé m	Côté	Abra s	Carniv	Rong e	Herb i	Inse c	Piét i	Fract	Verm i	Mété o	Comb u	Dige s	Diss o
kib133 -1	<i>hippopotamida e</i>	U	vert (axis)	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
kib133 -2	<i>bovidae</i>	U	vert (atlas)	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
kib133 -3	<i>deinotherium bozasi</i>	L	dent (UP3)	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
kib133 -4	<i>hippopotamida e</i>	L	dent (UM3)	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
kib133 -5	<i>hippopotamida e</i>	L	dent (UM3)	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
kib134 -1	<i>nyanzachoerus</i>	L	dent (UM3)	1	puncture	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
kib134 -2	<i>suidae</i>	R	dent (UM3)	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
kib134 -3	<i>indet</i>	R	dent (UM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
kib134 -4	<i>crocodylus</i>	R	dent (UM3)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
kib134 -4	<i>crocodylus</i>	R	dent (UM3)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
kib134 -5	<i>euthecodon</i>	R	dent (UM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
kib134 -6	<i>euthecodon</i>	L	dent (UM2)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
kib135 -1	<i>indet</i>	L	dent (UM2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
kib188 -6	<i>carnivora</i>	L	dent (UM2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
mur1- 1	<i>crocodylus</i>	L	dent (UM2)	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
mur1- 10	<i>indet</i>	L	dent (UM2)	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0

mur1-11	<i>hydrocynus</i>	R	dent (UM2)	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
mur1-2	<i>crocodylus</i>	R	dent (UM1)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
mur1-3	<i>crocodylus</i>	L	dent (UC)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
mur1-4	<i>euthecodon</i>	R	dent (UC)	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1
mur1-5	<i>pisces</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
mur1-6	<i>pisces</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
mur1-8	<i>aepyceros</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
mur1-9	<i>pisces</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
mur2-1	<i>bovidae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
mur2-2	<i>elephantidae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
mur2-3	<i>elephantidae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
mur2-4	<i>giraffidae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
NO NBR	<i>suidae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
y1-1a	<i>deinotherium bozasi</i>	L	dent (LP4)	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
y1-1b	<i>deinotherium bozasi</i>	R	dent (LP4)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
y10-1	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	dent (LP4)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
y10-2	<i>deinotherium bozasi</i>	I	dent (LP4)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y10-3	<i>deinotherium bozasi</i>	L	dent (LP3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y10-4	<i>hippopotamida</i>	L	dent (LP3)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0

	<i>e</i>														
y100	<i>elephantidae</i>	R	dent (LP3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y101	<i>elephantidae</i>	I	dent (LP3)	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
y1063-3167	<i>deinotherium bozasi</i>	I	dent (LP2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
y2-1	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	L	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
y2-2	<i>hippopotamidae</i>	L	dent (LM3)	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0
y3-2	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	L	dent (LM3)	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
y3-3	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (LM3)	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y3954	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y3963	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
y4-13	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	L	dent (LM2)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
y4-14	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	L	dent (LM1)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
y4-15a	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	L	dent (LM1)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y4-15c	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	L	dent (LM1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y4-15d	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	dent (LM1)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
y4-17	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (LM1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y4-18	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	dent (LI2)	3	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
y4-19	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	L	dent (LI1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y4-20	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	L	dent (Ldi3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y4-21	<i>nyanzachoerus</i>	L	dent (LC)	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0
y4-22	<i>nyanzachoerus</i>	I	dent (LC)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

	<i>pattersoni</i>														
y4-23	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (LC)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
y4-24	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (I)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y4-25	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (I)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
y4-26	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (C)	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1
y4-27	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	L	maxilla	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
y4-28	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	maxilla	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
y4-29	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	maxilla	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
y4-30	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	maxilla	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
y4-31	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	mandible	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y4-32	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	mandible	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y4-33	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	dent (UP4)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
y4-34	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	dent (UP3)	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y4-35	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y4-36	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y4-37	<i>loxodonta adaurora</i>	I	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y4-39	<i>loxodonta adaurora</i>	R	dent (LM2)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y4-41	<i>loxodonta adaurora</i>	R	dent (LM2?)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y4-43	<i>deinotherium bozasi</i>	I	dent (LM1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



y4-44	<i>deinotherium bozasi</i>	L	dent (LI1)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y4-45	<i>hippopotamidae</i>	I	dent (LC)	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0
y4-46	<i>suidae</i>	I	dent (C)	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
y4-49	<i>giraffidae</i>	R	astragalus	2	Pitting	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
y4-50	<i>hippopotamidae</i>	I	dent (Udp4)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
y4-51	<i>hippopotamidae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y4-53	<i>hippopotamidae</i>	I	indet	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y4-54	<i>hippopotamidae</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y4-55	<i>nyanzachoerus</i>	I	tarsal ("podial")	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
y4-57	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	indet	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
y4-58a	<i>hydrocynus</i>	I	indet	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y4-58b	<i>sindacharax</i>	R	MTCIII	1	0	0	0	0	0	Step	0	1	0	0	2
y4-60	<i>suidae</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
y4-63	<i>loxodonta adaurora</i>	R	dent (UP3)	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Y4-64	<i>loxodonta</i>	R	dent (Udp4)	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y4-69	<i>hippopotamidae</i>	L	dent (UC)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
y4-71	<i>hippopotamidae</i>	I	dent (UC)	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y4-72	<i>suidae</i>	I	dent (UC)	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
y4-74	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (UC)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
y4-75	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
y4-76	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (P)	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
y4-77	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
y4-78	<i>nyanzachoerus</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1

y4-79	<i>nyanzachoerus</i>	R	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y4-80	<i>hippopotamidae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0
y4-81	<i>nyanzachoerus</i> <i>pattersoni</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y4-82	<i>hippopotamidae</i>	I	dent (M)	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
y4-83	<i>nyanzachoerus</i> <i>pattersoni</i>	R	dent (LP3)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
y4-84	<i>nyanzachoerus</i> <i>pattersoni</i>	L	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1
y4-85	<i>nyanzachoerus</i>	L	dent (LM2)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
y4-86	<i>nyanzachoerus</i> <i>pattersoni</i>	I	dent (Ldp2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y4-87	<i>suidae</i>	L	dent (LC)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y4-88	<i>suidae</i>	I	dent (LC)	0	puncture	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y4-89	<i>suidae</i>	I	mandible	0	puncture	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
y415b	<i>nyanzachoerus</i> <i>pattersoni</i>	I	femur(distal frag)	0	0	0	0	0	0	perp irreg + diagonal	0	2	0	0	0
y6-1	<i>hippopotamidae</i>	L	femur	0	Pitting, big punctures	0	0	0	0	Perp irreg	0	2	0	0	2
y61 + y62	<i>deinotherium</i> <i>bozasi</i>	L	femur	1	medium sized punctures + scoring + some flaking	0	0	0	0	Perp irreg	0	1	0	0	1
y65	<i>deinotherium</i> <i>bozasi</i>	U	cranium	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
y67	<i>deinotherium</i> <i>bozasi</i>	L	astragalus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y67-11	<i>hippopotamus</i> <i>protamphibius</i>	L	phalanx prox	1	0	0	0	0	0	complete	0	0	0	0	0

y67-119	<i>elephantidae</i>	R	femur	0	0	0	0	0	0	transverse + irregular on the condyle	0	0	0	0	0
y67-120	<i>elephantidae</i>	I	dent (6 completes + 1 mcx)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y67-136	<i>loxodonta adaurora</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y67-138 (collé à 139)	<i>elephantidae</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y67-140	<i>elephantidae</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y67-141	<i>loxodonta</i>	I	indet	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y67-21	<i>loxodonta adaurora</i>	I	indet	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y67-22	<i>elephantidae</i>	I	indet	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y67-23	<i>loxodonta adaurora</i>	I	cranium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y67-58	<i>elephas</i>	L	dent (UM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
y67-59	<i>elephantidae</i>	I	dent (UM3)	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0
y67-70	<i>elephantidae</i>	I	dent (UM2)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
y68-102	<i>deinotherium bozasi</i>	I	dent (UM)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y68-103	<i>deinotherium bozasi</i>	R	dent (UM or UP)	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2
y68-104	<i>anancus kenyensis</i>	I	dent (Ud3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y68-2073	<i>euthecodon brumpti</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
y68-2074	<i>euthecodon brumpti</i>	I	dent (M3)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
y68-	<i>euthecodon</i>	I	dent (M3)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2

2075	<i>brumpti</i>														
y68-2076	<i>euthecodon brumpti</i>	I	dent (M3)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
y68-2077	<i>crocodylidae</i>	I	dent (M3)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y68-2078	<i>tragelaphus kyaloae</i>	I	dent (M3)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	3
y68-2080	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	dent (M3)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y68-2082	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	dent (M3)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
y68-2299	<i>aepyceros</i>	I	dent (M3)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
y68-3168	<i>proboscidea</i>	R	dent (M2 or M3)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
y68-3204	<i>euthecodon brumpti</i>	I	dent (M)	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
y68-3217	<i>crocodylus</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
y68-3218	<i>crocodylus</i>	I	dent (M)	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y68-3219	<i>euthecodon brumpti</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1
y68-3220	<i>euthecodon brumpti</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
y68-3221	<i>indet?</i>	I	dent (M)	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
y68-3221	<i>crocodylus cataphractus</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y68-3464	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y68-3498	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
y68-3499	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
y68-3500	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1

y68-3501	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
y68-3502	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y68-3503	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (LM1)	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y68-3504	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (LM1)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
y68-3505	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (Ldp4)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
y68-3585	<i>hipparion</i>	I	dent (dp)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y69-2263	<i>bovidae</i>	I	dent (dp)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
y69-2264	<i>bovidae</i>	I	dent (dp)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
y69-2265	<i>tragelaphus</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
y69-2267	<i>aepyceros</i>	I	dent	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y69-2268	<i>aepyceros</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y69-2712	<i>aepyceros</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y69-2713	<i>tragelaphus</i>	R	metacarpal (4?)	1	0	0	0	0	0	complete	1	1	0	0	2
y69-2714	<i>aepyceros</i>	L	mandible+maxilla	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	2
y69-3081	<i>loxodonta adaurora</i>	R	mandible	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
y69-3082	<i>loxodonta adaurora</i>	I	mandible	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
y69-3094	<i>loxodonta adaurora</i>	I	carpal (unciform)	0	punctures	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
y69-3127	<i>proboscidea</i>	I	dent	3	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y69-	<i>loxodonta</i>	I	dent	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1

3214	<i>adaurora</i>														
y69-3878	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
y69-3879	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
y69-4035	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
y69-4036	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	dents	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y69-4037	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	maxilla	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y69-4305	<i>hippopotamus protamphibius</i>	I	maxilla	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y69-4344	<i>pisces</i>	I	maxilla	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y69-4378	<i>suidae</i>	L	mandible	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
y69-4379	<i>suidae</i>	I	mandible	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y69-4922	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	mandible	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y69-4973	<i>diceros bicornis</i>	I	mandible	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y69-5	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	mandible	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y7-2	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	mandible	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y7-4	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	mandible	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y7-5	<i>loxodonta adaurora</i>	I	mandible	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y7-6	<i>hydrocynus</i>	I	mandible	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
y8-1	<i>tragelaphus</i>	I	mandible	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
y8-3	<i>nyanzachoerus</i>	U	cranium	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
y8-4	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	dent (UM3)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
y9-1	<i>nyanzachoerus</i>	I	dent (UM)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0

	<i>pattersoni</i>														
y9-2	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	dent (LP4)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y9-3	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	R	dent (LM3)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y9-4	<i>nyanzachoerus</i>	I	metacarpal	2	0	0	0	0	1	Perp irreg	0	1	0	0	0
y9-6	<i>suidae</i>	R	mandible	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
y9-7	<i>deinotherium bozasi</i>	L	horn core	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
y90	<i>aepyceros</i>	R	horn core	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
y91	<i>nyanzachoerus</i>	R	horn core	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y92	<i>suidae</i>	R	horn core	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y93	<i>rhinocerotidae</i>	R	horn core	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
y95	<i>Indet.</i>	R	horn core	0	Pitting	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1
y97	<i>nyanzachoerus</i>	I	horn core	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
y98	<i>suidae</i>	L	calcaneum	3	Pitting	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2
y99	<i>elephantidae</i>	R	calcaneum	1	pitting, punture	0	0	0	1	0	1	1	0	2	3

Annexe 4 : Données brutes, Membre A de la Formation Shungura (en ordre de no. de spécimen)

No.	Taxa	Élé m	Côté	Abra s	Carniv	Rong e	Herb i	Inse c	Piét i	Fract	Verm i	Mété o	Comb u	Dige s	Diss o
omo128-72-18	<i>bovidae</i>	R	astragalus	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
omo128-72-04	<i>bovidae</i>	R	astragalus	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omoA71-1616	<i>bovidae</i>	L	calacaneum	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
omo127-72-49	<i>bovidae</i>	L	carpal (scaphoid)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
p64-36	<i>bovidae</i>	L	fémur dist	0	pitting	0	0	0	0	perp irreg	0	1	0	0	3
omo127-72-51	<i>tragelaphus indet</i>	L	horn core	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
p64-35	<i>bovidae</i>	I	horn core	1	0	0	0	0	0	perp irreg	0	1	0	0	1
omo81-69-2711	<i>tragelaphus indet</i>	I	horn core	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81-69-2723	<i>bovidae</i>	I	horn core	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
omo127-72-129	<i>bovidae</i>	I	horn core frag	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1
omo127-72-46	<i>bovidae</i>	R	humerus distal	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81-69-2569	<i>tragelaphus gaudryi</i>	L	mandible + dent (M2 M3 inc)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo81-69-2568	<i>tragelaphus gaudryi</i>	L	mandible + dent (M2 M3)	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
omo81-69-2571	<i>bovini</i>	L	mandible + dent (P3 P4)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81-69-2579	<i>bovidae</i>	I	mandible frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo127-73-4468	<i>bovidae</i>	I	MTC dist	1	0	0	0	0	0	Colonn es	0	2	0	0	1



omo81-70-205	<i>bovidae</i>	I	MTT dist	1	0	0	0	0	0	saw dent	1	0	0	0	1
omo81-69-2576	<i>bovidae</i>	I	phalange 1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81-69-2577	<i>bovidae</i>	I	phalange 2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
omoA71-1618	<i>bovidae</i>	L	tibia distal	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
omo128-72-45	<i>bovidae</i>	I	dent (I) frag	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-70-699	<i>bovidae</i>	I	dent (LI)	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
omo81-69-2578	<i>aepyceros shungurae</i>	L	dent (LM)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
omo81-69-2583	<i>tragelaphus gaudryi</i>	L	dent (LM)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-2582	<i>tragelaphus gaudryi</i>	R	dent (LM)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo127-72-122	<i>bovidae</i>	R	dent (LM) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo81-69-2580	<i>aepyceros shungurae</i>	L	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
omo81-69-2574	<i>tragelaphus gaudryi</i>	L	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-70-220	<i>bovidae</i>	L	dent (LM3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-24	<i>bovidae</i>	R	dent (LP) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81-69-2570	<i>bovini</i>	L	dent (UM)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-2572	<i>tragelaphus gaudryi</i>	L	dent (UM)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-2584	<i>aepyceros shungurae</i>	R	dent (UM)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
omo81-69-2575	<i>bovini</i>	R	dent (UM)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
omo128-	<i>tragelaphus</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

72-59	<i>gaudryi</i>														
omo128-72-17	<i>tragelaphus gaudryi</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-73-752	<i>carnivora</i>	I	mandible frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-488	<i>cercopithecoidae</i>	R	humerus distal	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
L805-01	<i>cercopithecinae</i>	R	MTC 5	2	0	0	0	0	0	perp irreg + irreg break	0	0	0	0	1
p64-21	<i>cercopithecinae</i>	R	dent (LC)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo128-72-55	<i>cercopithecoidae</i>	I	dent (LC)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
p64-25	<i>theropithecus</i>	L	dent (LM1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-70-C97	<i>theropithecus</i>	L	dent (LM2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-56	<i>papionini</i>	L	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-23	<i>rhinocolobus turkanensis</i>	L	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-58	<i>cercopithecoidae</i>	R	dent (LP4)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-26	<i>cercopithecoidae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-70-C99	<i>theropithecus</i>	L	dent (UM)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-70-231	<i>papio</i>	L	dent (UM)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-70-232	<i>theropithecus</i>	R	dent (UM)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
p64-22	<i>cercopithecinae</i>	I	dent (UM)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
p64-23	<i>cercopithecinae</i>	I	dent (UM)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-	<i>rhinocolobus</i>	R	dent (UM1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

70-227	<i>turkanensis</i>														
omo81-70-233	<i>papio</i>	R	dent (UM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omoA71-2736	<i>crocodylus</i>	I	mandible frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo127-73-4466	<i>crocodylus</i>	I	mandible frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo20.1-73-1883 (ai 1882 sur ma feuille)	<i>crocodilia</i>	I	phalange	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo127-72-86	<i>crocodilia</i>	I	scutelle (scute)= bone plate	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1
omo127-72-52	<i>crocodilia</i>	U	vertebrae	1	gnawing, puncture s, pitting	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3
omo20.1-67-811	<i>proboscidae</i>	I	MTP	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
omo20.1-67-822	<i>proboscidae</i>	I	MTP	0	0	0	0	0	0	perp irr	0	1	0	0	0
omo20.1-67-955	<i>elephas recki</i>	I	MTP dist	0	0	0	0	0	0	sawdent	0	1	0	0	1
omo20.1-67-808	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	tarsal (cuboid)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
omo20.1-67-923	<i>loxodonta exoptata</i>	L	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
omo127-72-140	<i>elephantidae</i>	I	dent (M frag)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-90	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent (M frag)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-72-11	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo128-72-32	<i>elephantidae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-73-5506	<i>elephantidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2

omo20.1-67-919	<i>loxodonta exoptata</i>	R	dent (M3) + mandible	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
omo20.1-67-829	<i>loxodonta exoptata</i>	I	dent (UM) 6 frag	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
omo20.1-73-1882	<i>deinotherium bozasi</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2
omo127-73-5505	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
omo127-72-03	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-04	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-06	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-07	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-08	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-10	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent frag	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo127-72-02	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo127-72-05	<i>Deinotherium bozasi</i>	I	dent frag	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo20.1-67-894	<i>proboscidae</i>	U	vert (atlas frag)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo20.1-67-806	<i>proboscidae</i>	U	vert (atlas)	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0
omo128-72-36	<i>pisces</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-30	<i>pisces</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
omo81-74-904	<i>giraffa</i>	L	astragalus	1	big punctures & big patches of	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2

					surface loss, gnawing										
omo81- 70-251	<i>giraffidae</i>	R	astragalus	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81- 70-225	<i>giraffa jumae</i>	R	dent (UP) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
omo128- 72-50	<i>giraffidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127- 72-38	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	R	astragalus	0	puncture s	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
omo127- 73-5507	<i>hippopotamid ae</i>	L	astragalus frag	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
omo127- 72-41	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	I	astragalus frag	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo127- 72-32 & 58	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	R	calcaneum	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
omo127- 72-45	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	L	carpal (capitate=magnu m)	1	pitting	0	0	0	0	0	0	2	0	1	2
omo127- 72-30 *128*	<i>hippopotamid ae</i>	R	carpal (lunate)	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo127- 72-54	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	I	cranium frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127- 72-34	<i>hexaprotodon protamphibus</i>	I	femur prox	1	0	0	0	0	0	perp irreg	0	1	0	0	2
omo81- 69- 3923&39 24	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	R	manbile + dent (P3 + M2)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
omo81- 69-3925	<i>hexaprotodon protamphibiu</i>	L	mandible + dent (M2 M3)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0

	<i>s</i>														
p64-17	<i>hippopotamid ae</i>	R	maxila	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81- 70-254	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	I	MTT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo81- 70-255	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	I	MTT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo127- 72-36	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	I	phalange 1	1	0	0	0	0	1	irréguli er	0	2	0	0	1
omo81- 69-3787	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	I	phalange 1	1	0	0	0	0	0	irréguli er	0	2	0	0	1
p64-38	<i>hippopotamid ae</i>	I	phalange 2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
omo81- 69-4027	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	I	phalange 2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo127- 72-01	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	R	radius prox	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
omo127- 72-59	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	I	radius prox	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
omo127- 72-130	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	I	scapula prox	1	puncture s	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2
omo128- 72-14	<i>hippopotamid ae</i>	L	tarsal (cuboid)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
omo127- 72-56	<i>hexaprotodon protamphibiu s</i>	I	tibia dist inc	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omoA71- 1617	<i>hippopotamid ae</i>	L	tibia distal inc	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
omo127-	<i>hexaprotodon</i>	R	tibia prox inc	1	pitting	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1

72-57	<i>protamphibius</i>				(big) + punctures (smaller)										
omo127-72-108	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (dP)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo-127-72-99	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (dP)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo127-73-5499	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (I) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
omo81-69-4122	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (LC) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2
omo127-72-73	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (LdP)	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4392	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	L	dent (LM1)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
omo81-69-4394	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (LM3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-27	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (LP) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4395	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	L	dent (LP2)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4123	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	R	dent (LP2) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
p64-5	<i>hippopotamid ae</i>	L	dent (LP4)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo127-72-92	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81-	<i>hippopotamid</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1

70-258	<i>ae</i>														
omo127-72-26	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo127-72-67	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-72-78	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-72-94	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-72-98	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-72-117	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo127-72-143	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo127-72-88	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo127-72-89	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo127-72-91	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo127-72-95	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
omo127-72-83	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4393	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



omo127-72-25	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-72-70	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo127-72-82	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-72-84	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo127-72-96	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-72-24	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4949	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo81-69-4948	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo81-70-221	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo81-69-4950	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo127-72-121	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (P) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-70-208	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (P) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo128-72-33	<i>hippopotamid ae</i>	I	dent (P) inc	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
p64-27	<i>hippopotamid ae</i>	L	dent (UC)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
omo81-69-4121	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	L	dent (UdP4)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0

omo81-69-4391	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	L	dent (UM1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p64-4	<i>hippopotamidae</i>	I	dent (UP)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-70-217	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (UP3) frag	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-70-216	<i>hippopotamidae</i>	R	dent (UP4)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo127-72-114	<i>hexaprotodon protamphibius</i>	I	dent (UP4)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo127-72-105	<i>hippopotamidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-73-5508	<i>hippopotamidae</i>	I	ulna dist	1	0	0	0	0	0	irr	0	2	0	0	2
omo127-72-28	<i>hippopotamidae</i>	U	vert (thoracic)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
omo81-69-560	<i>rhinocerotidae</i>	I	dent (P) inc	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo128-72-37	<i>rhinocerotidae</i>	I	dent (UP) inc	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omoA71-2831	<i>suidae</i>	I	astragalus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
omo128-72-08	<i>suidae</i>	I	astragalus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
omo128-72-25	<i>notochoerus euilus</i>	L	mandible + dent (LM3) inc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
p64-37	<i>suidae</i>	I	phalange 1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	2
omo-127-72-29	<i>suidae</i>	R	radius prox	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
omoA71-1615	<i>suidae</i>	I	radius prox	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2
omo127-72-60	<i>suidae</i>	R	tibia prox inc	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
p64-7	<i>suidae</i>	I	dent	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0

omo20.1-67-906	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent	0	puncutres relatively smallbut stillbig enough and very clear	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
omo81-70-256	<i>suidae</i>	I	dent (C) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4124	<i>suidae</i>	I	dent (C)frag	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0
p64-10	<i>kolpochoerus</i>	I	dent (dP)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
p64-30	<i>suidae</i>	I	dent (dP)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4468	<i>suidae</i>	I	dent (I)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
omo81-69-4487	<i>suidae</i>	I	dent (I)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-11	<i>suidae</i>	I	dent (I)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omoA71-2828	<i>suidae</i>	I	dent (I) frag	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
p64-18	<i>notochoerus</i>	I	dent (LC)	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
omo81-69-201	<i>nyanzachoerus</i>	R	dent (LdP)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
omoA71-112	<i>nyanzachoerus</i>	I	dent (LdP)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omoA71-113	<i>notochoerus</i>	r	dent (LdP4)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-194	<i>notochoerus euilus</i>	R	dent (LM2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo81-70-214	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (LM2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo81-70-211	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	L	dent (LM2) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
omo81-	<i>nyanzachoerus</i>	I	dent (LM2) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

70-212 (ou omo88?)	<i>s pattersoni</i>														
omo81- 70-219	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (LM2) inc	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81- 70-204	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (LM2) inc	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
1804-02	<i>suidae</i>	R	dent (LM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81- 70-218	<i>kolpochoerus limnetes</i>	I	dent (LM3) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81- 69-200	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (LM3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81- 70-210	<i>nyanzachoeru s pattersoni</i>	I	dent (LM3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127- 72-104	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (LM3) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
p64-24	<i>suidae</i>	I	dent (LP2)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
1803-01	<i>nyanzachoeru s kanamensis</i>	R	dent (LP4)	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
omo128- 72-43	<i>suidae</i>	I	dent (M frag)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
p64-09	<i>suidae</i>	I	dent (M)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo128- 72-39	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
omo81- 69-4492	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo81- 69-4460	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
omo81- 69-4494	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
omo81- 69-4457	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81- 69-4467	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81- 69-4527	<i>nyanzachoeru s pattersoni</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

69-4477															
omo81-69-4479	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4482	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4483	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4491	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4496	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-107	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-69-4471	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
omo81-69-4525	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo81-69-4485	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo81-69-4462	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81-69-4526	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81-69-4464	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4466	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4522	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M) frag	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4470	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4472	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4476	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-69-4478	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

omo81-69-4484	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4458	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-69-4459	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4465	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4521	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-69-4523	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-69-4524	<i>nyanzachoerus pattersoni</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-69-4473	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4475	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-69-4480	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4481	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4486	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4495	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo128-72-40	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo128-72-41	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
omo127-72-110	<i>kolpochoerus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-115	<i>kolpochoerus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo20.1-73-1885	<i>notochoerus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

69-4488															
omoA71-2830	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo20.1-73-1887	<i>notochoerus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
omo81-69-4490	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo128-72-57	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
omo128-72-38	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-70-202	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo127-72-111	<i>kolpochoerus</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo128-72-42	<i>suidae</i>	I	dent (M) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4455	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M3) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-69-4463	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo127-72-103	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-139	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-102	<i>suidae</i>	I	dent (M3) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-69-4454	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M3) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2
omo81-69-4456	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
omo127-72-72	<i>nyanzachoerus s pattersoni</i>	I	dent (M3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo81-69-4461	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M3) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-69-4453	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (M3) inc	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1

omo128-72-53	<i>suidae</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-54	<i>suidae</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omoA71-2829	<i>suidae</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-69-4474	<i>suidae</i>	I	dent (P)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-4489	<i>suidae</i>	I	dent (P) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo81-69-4493	<i>suidae</i>	I	dent (P) germ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-31	<i>notochoerus euilus</i>	L	dent (UC) frag	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2
omo81-70-213	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (UM1) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-69-192	<i>notochoerus euilus</i>	L	dent (UM2)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
omo81-69-193	<i>notochoerus euilus</i>	L	dent (UM2)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
omo81-69-190	<i>nyanzachoerus s pattersoni</i>	L	dent (UM2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-191	<i>nyanzachoerus s pattersoni</i>	R	dent (UM2)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-09	<i>kolpochoerus limnetes</i>	L	dent (UM3)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-198	<i>notochoerus euilus</i>	R	dent (UM3)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
l802-01	<i>notochoerus</i>	I	dent (UM3)	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
p64-29	<i>notochoerus</i>	I	dent (UM3)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
omo81-69-199	<i>notochoerus euilus</i>	L	dent (UM3) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-70-209	<i>nyanzachoerus s pattersoni</i>	L	dent (UM3) frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo127-72-81	<i>notochoerus euilus</i>	L	dent (UM3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo127-	<i>nyanzachoerus</i>	L	dent (UM3) frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0



72-101	<i>s pattersoni</i>														
omo81-70-206	<i>notochoerus euilus</i>	L	dent (UM3) inc	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo127-72-79	<i>nyanzachoerus s pattersoni</i>	L	dent (UM3) inc	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	1
omo81-70-215	<i>nyanzachoerus s pattersoni</i>	L	dent (UP3)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
omo81-69-197	<i>notochoerus euilus</i>	L	dent (UP3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo81-69-195	<i>notochoerus euilus</i>	L	dent (UP4)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-69-196	<i>notochoerus euilus</i>	R	dent (UP4)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-70-222	<i>notochoerus euilus</i>	R	dent (UP4)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
omo81-70-224	<i>notochoerus euilus</i>	I	dent (UP4)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
omo128-72-46	<i>suidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
omo128-72-48	<i>suidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-49	<i>suidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-51	<i>suidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-141	<i>suidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo128-72-47	<i>suidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo128-72-52	<i>suidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
omo127-72-124	<i>suidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
omo128-72-21	<i>suidae</i>	I	dent frag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0

Annexe 5 : p-valeurs des corrélations de Kendall pour l'assemblage de la Formation Mursi

	Abras	Carni	Ronge	Herbi	Insec	Piėti	Fract	Vermi	Météo	Combu	Diges	Disso
Abras	x	0,1154	*	*	*	0,3141	0,1402	0,0151	0,0293	*	0,1601	-0,0270
Carni	0,1154	x	*	*	*	0,1557	0,1875	-0,0436	0,0562	*	0,4376	0,1839
Ronge	*	*	x	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Herbi	*	*	*	x	*	*	*	*	*	*	*	*
Insec	*	*	*	*	x	*	*	*	*	*	*	*
Piėti	0,3141	0,1557	*	*	*	x	-0,0165	0,0512	0,0798	*	0,0966	0,0557
Fract	0,1402	0,1875	*	*	*	-0,0165	x	-0,1118	0,0765	*	-0,0204	0,0956
Vermi	0,0151	-0,0436	*	*	*	0,0512	-0,1118	x	0,0729	*	0,0224	0,0519
Météo	0,0293	0,0562	*	*	*	0,0798	0,0765	0,0729	x	*	-0,0270	0,0557
Combu	*	*	*	*	*	*	*	*	*	x	*	*
Diges	0,1601	0,4376	*	*	*	0,0966	-0,0204	0,0224	-0,0270	*	x	0,1560
Disso	-0,0270	0,1839	*	*	*	0,0557	0,0956	0,0519	0,0557	*	0,1560	x

\*Corrélation ne peut être établie

Annexe 6 : p-valeurs des corrélations de Kendall pour l'assemblage du membre A de la Formation Shungura

	Abras	Carni	Ronge	Herbi	Insec	Piéti	Fract	Vermi	Météo	Combu	Diges	Corro
Abras	x	0,2285	*	*	*	0,0704	0,3326	-0,1015	0,1609	*	0,1411	0,2418
Carni	0,2285	x	*	*	*	-0,0477	0,0778	-0,0622	0,2115	*	0,3493	0,2478
Ronge	*	*	x	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Herbi	*	*	*	x	*	*	*	*	*	*	*	*
Insec	*	*	*	*	x	*	*	*	*	*	*	*
Piéti	0,0704	-0,0477	*	*	*	x	0,0104	-0,0226	0,0671	*	-0,0167	0,1180
Fract	0,3326	0,0778	*	*	*	0,0104	x	-0,0879	0,1408	*	-0,0113	0,1824
Vermi	-0,1015	-0,0622	*	*	*	-0,0226	-0,0879	x	-0,0499	*	-0,0376	-0,0566
Météo	0,1609	0,2115	*	*	*	0,0671	0,1408	-0,0499	x	*	0,0952	0,3199
Combu	*	*	*	*	*	*	*	*	*	x	*	*
Diges	0,1411	0,3493	*	*	*	-0,0167	-0,0113	-0,0376	0,0952	*	x	0,0950
Corro	0,2418	0,2478	*	*	*	0,1180	0,1824	-0,0566	0,3199	*	0,0950	x

\*Corrélation ne peut être établie